АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 581.9 (517.3)

З. В. Карамышева, Д. Банзрагч

НЕКОТОРЫЕ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ЗАПАДНОЙ ЧАСТЕЙ ХАНГАЯ (МОНГОЛЬСКАЯ НАРОДНАЯ РЕСПУБЛИКА) [1]

Z. V. KARAMYSHEVA, D. BANZRAGCH. SOME BOTANICAL-GEOGRAPHIC REGULARITIES OF WESTERN AND CENTRAL PARTS OF KHANGAI (MONGOLIAN PEOPLES' REPUBLIC)

Анализируется географическое распространение некоторых впервые найденных в Хангае видов в сопоставлении с закономерностями пространственного размещения растительных сообществ. Выделяются 3 группы видов по характеру их распространения в Хангае. Обсуждаются вопросы вертикальной поясности растительности Хангая в связи с проблемой его ботанико-географического районирования. Кратко описываются два типа вертикальной поясности растительного покрова, свойственных северному и южному Хангаю.

В настоящем сообщении мы обсудим флористические находки, сделанные нами в центральной и западной частях Хангая. На этой территории в течение нескольких лет (1972—1974 гг.) проводились почвенно-ботанические исследования по плану работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.[2] Они были направлены на установление общих ботанико-географических закономерностей и описание дифференциации растительного покрова во взаимосвязи с ведущими природными факторами: высотой над уровнем моря, геоморфологией поверхности, разнообразием почвенного покрова и т. д.

В процессе работы большое внимание уделялось флористическим сборам и особенно видам, находящимся в Хангае на крайнем пределе своего распространения. Уточнялись их ареал и фитоценотическая роль в растительном покрове Хангая.

Географическое распространение некоторых видов в Хангае

При предварительном просмотре собранного нами гербария было выявлено около 80 видов растений, не известных прежде в Хангае. В опубликованных ранее работах (Банзрагч и др., 1975; Карамышева, Банзрагч, 1976), касавшихся главным образом характеристики растительности разных частей Хангая, нами приведены некоторые наиболее интерес-

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

[2] В центральном Хангае в 1972 г. был заложен макропрофиль приблизительно по меридиану 98° в. д., пересекающий южный макросклон Хангая, обращенный к Долине Больших Озер (горы Богд-Ул, 3040 м; Гурван-Булак, 3240 м), вторую по высоте вершину Хангая на его магистральном хребте (гора Цаган-Биту около высокогорного оз. Хух-Нур, 3504 м) и северный макросклон (гора Дашдагва-Ул, 3318 м; хр. Тарбагатай у перевала Солонгот, 2820 м; хр. Булнай-Нуру у перевала Халзан-Соготын, 2440 м). В 1974 г. в хр. Хан-Хухийн-Ула (западная часть Хангая) было осуществлено три поперечных пересечения хребта: в его западной (через Малчин сомон и пер. Сэртийн), центральной (через Хиргис сомон и пер. Сэвренгийн) и восточной (через Ундер-Хангай сомон и пер. Толийн-Даба) частях.

ные в ботанико-географическом отношении находки из числа этих видов. Упоминаемые в данной статье растения не относятся к числу редких флористических элементов. Они являются довольно обычными вне пределов Монгольской Народной Республики и были уже известны по сборам из других районов. Однако уточнение их географического распространения на территории Хангая представляет известный интерес, так как способствует выявлению ботанико-географического и флористического своеобразия отдельных ландшафтов и крупных регионов Хангая.

Большинство из них играет незначительную роль в растительном покрове Хангая, но отдельные виды являются довольно активными и характерными компонентами ценозов, и отсутствие упоминаний об их встречаемости в Хангае лишний раз подчеркивает еще очень слабую изученность его флоры и растительности.

Отметим некоторые виды, пополнившие список флоры Хангая[3]: *Stipa zalesskii* Wilensky**, *S. kirghisorum* P. Smirn.*, *Carex atro-fusca* Schkuhr*, *C. iljinii* Krecz.*, *C. pycnostachya* Kar. et Kir.*, *C. rigidioides* Gorodk.*, *Kobresia humilis* (C. A. Mey. ex Trautv.) Serg*., *Salix divaricata* Pall., *Polygonum nitens* (Fisch. et Mey.) V. Petrov*, *Arenaria meyeri* Fenzl*, *Enisanthe viscosa* (L.) Rupr.*, *Hesperis sibirica* L.*, *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit.*, *Potentilla biflora* Willd.*, *Rosa spinosissima* L.*, *Oxytropis chionophylla* Schrenk,* *O. saposhnikovii* Kryl.*, *Ferula dissecta* Ledeb.*, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu*, *Rhododendron ledebourii* Pojark.*, *Androsace ovczinnikovii* Schischk*., *Limonium chrysocomum* (Kar. et Kir.) Kuntze*, *Onosma arenarium* Waldst. et Kit.**, *Cicerbita azurea* (Ledeb.) Beauv.*, *Saussurea glacialis* Herd.*, *S. leucophylla* Schrenk*, *S. saichanensis* Kom.*, *S. subacaulis* (Ledeb.) Serg.*.

Перечисленные виды крайне неоднородны по своей экологии, географии, приуроченности к определенным формациям и типам растительности и несомненно являются компонентами разных флороценотических комплексов. Их нахождение в Хангае может быть проанализировано в различных аспектах. Мы остановимся на рассмотрении их ареалов в Хангае и сопоставим с закономерностями пространственного размещения растительных сообществ в разных частях этой обширной горной страны. Такой подход, базирующийся на учете общего ареала видов и обобщении некоторых частных случаев распространения видов в Хангае, позволяет вскрыть основные ботанико-географические связи Хангая с сопредельными территориями и выявить пути формирования его растительного покрова. Среди вновь найденных видов нами выделены 3 группы по характеру их географического распространения в Хангае.

1-я группа. Отчетливо намечается группа растений, которые на территории западного Хангая имеют восточный предел распространения. Чаще всего их находки концентрируются на склонах хр. Хан-Хухийн-Ула или они отмечены несколько восточнее (западные оконечности хребтов Тарбагатай и Булнай-Нуру). Основной ареал этих видов связан с аридными и субаридными территориями западнее расположенных регионов — со степной частью западного, центрального и особенно восточного Казахстана, а иногда и с более отдаленными степными районами западной части Палеарктики.

По своему эколого-фитоценотическому складу эти виды не едины. Это — степные виды различной экологии: от ксеромезофитных лугово-степных до типично ксерофитных степных и пустынно-степных.

---

[3] Все ссылки на распространение видов в МНР, кроме специально оговоренных, относятся к «Конспекту флоры Монгольской Народной Республики» (Грубов, 1955), а также к статьям (Юнатов, Банзрагч, 1968; Грубов, 1971, 1972а, б, 1974, 1975) и к отдельным выпускам «Растений Центральной Азии» (1967, 1968). Одной звездочкой отмечены новые для Хангая, двумя звездочками — новые для МНР виды. Карта ареалов (рис. 1) составлена на основании сборов авторов и просмотра Центрально-азиатского гербария Ботанического института АН СССР (БИН). Местонахождение *Stipa kirghisorum* из Запханского аймака указано по сборам, хранящимся в Улан-Баторе в Институте животноводства.

Так, на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула нами зафиксировано самое восточное местонахождение восточнопричерноморско-казахстанского вида перистого ковыля *Stipa zalesskii* (рис. 1,1) [4], а на южном макросклоне Хан-Хухийн-Ула и в северо-западном Хангае — восточные изолированные местонахождения среднеазиатского вида ковыля *Stipa kirghisorum* (рис. 1, *2*).

Довольно подробное описание сообществ с участием этих видов опубликовано (Банзрагч и др., 1975). К этой же группе видов относятся восточноказахстанско-западномонгольский лугово-степной петрофил *Androsace ovczinnikovii*, активно участвующий в сложении петрофитноразнотравных, относительно мезофитных сообществ в мелкосопочнике и низкогорьях восточной части Казахского мелкосопочника, а в МНР распространенный только в Кобдоском районе, северо-западной части Монгольского Алтая и на западе Хангая, а также южноалтайско-тарбагатайско-западномонгольский петрофитно степной вид *Arenaria meyeri* (рис. 1,*3*), встречающийся в МНР несколько восточнее (в отдельных хребтах Гобийского Алтая), чем *A. ovczinnikovii*. В степных сообществах в мелкосопочнике на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула произрастает *Enisanthe viscosa* — степной вид, имеющий западнопалеарктический тип ареала (с иррадиациями в степные острова Восточной Сибири), в Причерноморье растущий в степях на черноземах, очень обычный в Казахском мелкосопочнике на каменистых местообитаниях от полосы разнотравно-ковыльных до опустыненных полынно-ковыльных степей.

На южном склоне хр. Хан-Хухийн-Ула в пустынно-степных предгорьях в зарослях кустарников в логу нами было обнаружено чрезвычайно редкое для МНР растение — *Ferula dissecta* (рис. 1, *4*), основной ареал которой связан с горными массивами юго-западной части Алтая и Средней Азии (Прибалхашье, Джунгаро-Тарбагатайский район).[5] Местонахождение в западной части Хангая — третья точка сбора этого вида в МНР (Грубов, 1975). В мелкосопочнике пустынно-степного пояса также на южном макросклоне был собран другой казахстанско-северотуранский кальцефитно-петрофитный вид — *Limonium chrysocomum* (рис. 1, *5*).

Особенно большой интерес представляет находка нового для МНР вида и рода — *Onosma arenarium*. После значительного разрыва ареала — этот вид встречается в Казахстане, в западной части Казахского мелкосопочника, в псаммофитных и гемипсаммофитных вариантах степей (Карамышева, Рачковская, 1973) — *O. arenarium* появляется в пустынно-степном поясе на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула (рис. 1, *6*), где она была собрана нами в мелкосопочнике.

В различных подпоясах степного пояса преимущественно на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула произрастает еще ряд видов (кроме указанных выше), которые характерны для степных сообществ Восточного Казахстана (а иногда распространены и западнее), но в МНР встречаются только в крайне западных районах. Это, например, *Ancathia igniaria* (центрально-восточноказахстанско-западномонгольский степной петрофил), *Gypsophila paniculata* (западнопалеарктический степной псаммо-петрофил), *Stipa orientalis* (пустынно-степной и степной облигатный петрофил с казахстанско-западномонгольским типом ареала), *Coluria geoides* (восточноказахстанско-южносибирско-западномонгольский горно-степной вид, распространенный в МНР в Кобдоском районе, в северо-западной части Монгольского Алтая, на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула и на западе хр. Тарбагатай) (рис. 1,*7*), *Scabiosa ochroleuca* (южнопалеарктический лугово-степной вид), южнопалеарктический степной кустарник *Spiraea hypericifolia* и некоторые другие.

Столь обширное число местонахождений западных по отношению к Монголии видов, как собиравшихся ранее на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула, так и обнаруженных нами впервые, отражает

---

[4] *Stipa zalesskii* распространен, кроме того, в горах Средней Азии, проникает в степные острова Восточной Сибири, но отсутствует в Забайкалье.

[5] *Ferula dissecta* указана и для Синь-Цзяна (Кульджа) (Флора СССР, 1951).

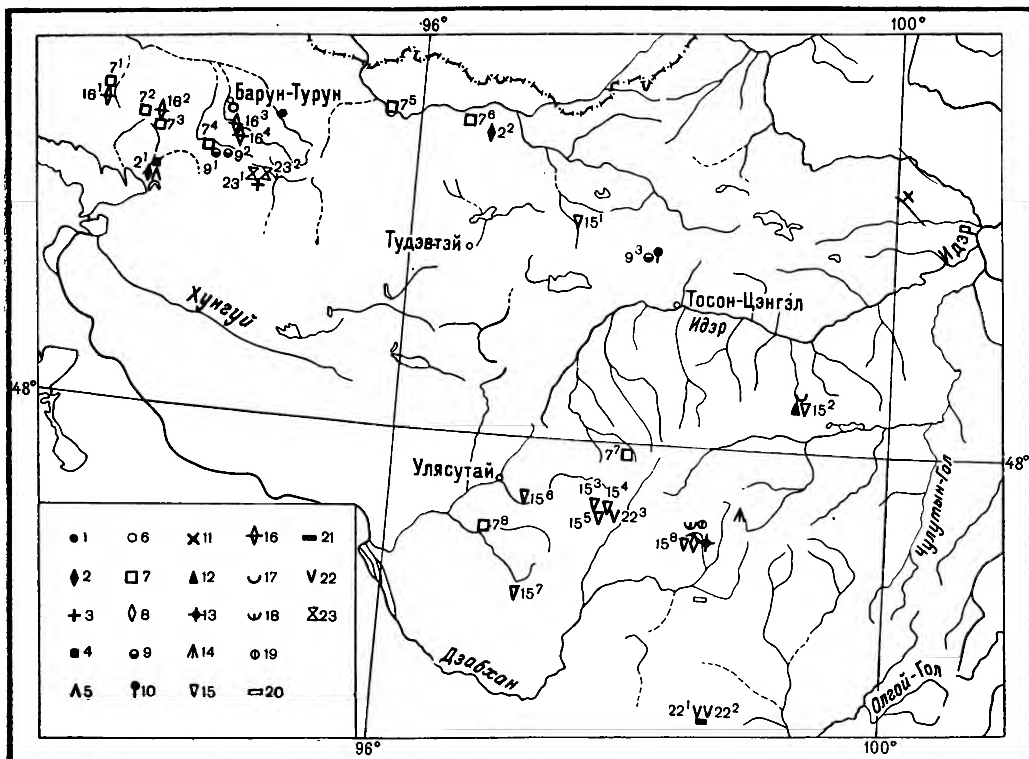


Рис. 1.

Местонахождения видов, имеющих в западном Хангае восточную границу распространения

1 — *Stipa zalesskii* (Убсунурский аймак, Ундер-Хангай сомон, северный склон хр. Хан-Хухийн-Ула, в 10 км к северу от Торбчи-Обо, северный склон сопки, выс. 1630 м, разнотравно-осочково-красноковыльная степь с *Coluria geoides*, 5006, 24 VII 1973); *2* — *Stipa kirghisorum* (2^1 — Убсунурский аймак, Хиргис сомон, южный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, в 38 км к северу от родника Могой-Булак, по днищу сайра, выс. 1760 м, 4761, 18 VII 1973; 2^2 — Запханский аймак, Баян-Уул сомон, южный склон горы Бужир-Ула, 639, 15 VII 1968, Х. Тумбаа); *3* — *Arenaria meyeri* (Убсунурский аймак, Ундер-Хангай сомон, южный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, в 11 км к западу от сомона по дороге на Улангом, петрофитно-разнотравное сообщество, 5052, 25 VII 1973); *4* — *Ferula dissecta* (Убсунурский аймак, Хиргис сомон, южный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, в 34 км к северу от родника Могой-Булак, заросли кустарников по днищу сайра, 4757, 18 VII 1973); *5* — *Limonium chrysocomum* (Убсунурский аймак, Хиргис сомон, южный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, мелкосопочник по дороге от родника Могой-Булак к оз. Хиргис-Нур, выс. 1990 м, змеевково-ковыльковое сообщество, 4737, 17 VII 1973); *6* — *Onosma arenarium* (Убсунурский аймак, госхоз Барун-Турун, северный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула около бригады Хар-Цагаан-Ус, выс. 1380 м, осочково-тырсовая степь на южном склоне сопки, 5464, 22 VII 1974); *7* — *Coluria geoides* (7^1 — Убсунурский аймак, Малчин сомон, в 8 км к востоку от Сэрту-Кудук, выс. 1960 м, разнотравно-осоковое сообщество на северном склоне, 4770, 19 VII 1973; 7^2 — северный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, в 10 км к западу-юго-западу от Малчин сомона, осочник *Carex pediformis*, выс. 1600 м, 4796, 20 VII 1973; 7^3 — северный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, в 11 км к северу от Хиргис сомона, осочник *Carex pediformis* с петрофитами, 4652, 14 VII 1973; 7^4 — северный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, Цаган-Хаирхан сомон, излучина Хангалачика у тракта на Ундер-Хангай сомон, склон юго-восточной экспозиции, 22 VII 1971, В. И. Грубов и др.; 7^5 — северный Хангай, левобережье р. Тэсийн-Гол, в 15 км ниже Тэс сомона, северный склон горы Аргаланты-Ула, сухой каменистый склон, 961, 16 VIII 1972, В. И. Грубов и др.; 7^6 — там же, левобережье р. Тэсийн-Гол, в 14 км ниже моста по Улясутайскому тракту, степной склон, 876, 14 VIII 1972, В. И. Грубов и др.; 7^7 — северный макросклон хр. Тарбагатай, долина р. Идэр, правобережье реки, гора высотой 2000 м, 4267, 6 VIII 1972; 7^8 — юго-западный Хангай, левобережье, р. Ширигийн-Гол (левый приток р. Богдоин-Гол), в 5 км выше Ца-

оригинальные черты растительности западной части Хангая (Карамышева, Банзрагч, 1976). Важной особенностью ее флоры и растительности является то, что здесь становятся обычными многие виды (выступающие часто в роли эдификаторов и доминантов), не свойственные остальной территории Центральноазиатской подобласти, но характерные для Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии (особенно для Заволжско-Казахстанской провинции или отдельных частей последней).

При этом специфические черты прослеживаются в растительности всего горно-степного и отчасти лесного поясов. В первую очередь следует отметить распространение в этих поясах пустынно-степных ценозов с доминированием казахстанско-западномонгольского вида ковыля *Stipa sareptana* (основного ценозообразователя зональных типов опустыненных

ган-Хаирхан сомона по тракту Улясутай—Алтай, 1049, 22 VIII 1972, В. И. Грубов и др.); *8* — *Rosa spinosissima* (центральный Хангай, гора Цаган-Биту около высокогорного оз. Хух-Нур, каменистые россыпи на северном склоне, 3916, 15 VII 1972).

Местонахождения видов, имеющих в Хангае южную границу своего распространения

9 — *Arctous alpina* (9^1 — Убсунурский аймак, Барун-Турун, гора Цаган-Хаирхан-Ула, кедрово-лиственничный лес, верхняя граница лесного пояса, 11606, 23 VII 1945, А. А. Юнатов; 9^2 — там же, лиственничник моховой, 9552, 23 VII 1945, А. А. Юнатов; 9^3 — хр. Булнай-Нуру у перевала Халзан-Соготын, разнотравно-злаковый лиственничник на северном склоне, 4361, 13 VIII 1972); *10* — *Carex iljinii* (хр. Булнай-Нуру, долина р. Асгат недалеко от перевала Халзан-Соготын, брусничный лиственничник, 4377, 14 VIII 1972); *11* — *Rhododendron ledebourii* (Хубсугульский аймак, Бурэн-Хангай сомон, гора Их-Мурэн-Ула, разнотравный лиственничник, 4406, 17 VIII 1972); *12* — *Saxifraga hieracifolia* (хр. Тарбагатай у перевала Солонгот, выс. 2660 м, мохово-осоковое сообщество, 4186, 1 VIII 1972); *13* — *Oxytropis saposhnikovii* (центральный Хангай, гора Цаган-Биту, около высокогорного оз. Хух-Нур, выс. 3010 м, осоковый кобрезиевник, 3975, 17 VII 1972); *14* — *Carex rigidioides* (центральный Хангай, гора Дашдагва-Ул в 30 км к юго-западу от Хангай сомона, болотистый осоковый луг, 4095, 23 VII 1972); *15* — *Salix divaricata* (15^1 — Северо-западная Монголия, Хангай, перевал Мюсте-Даба из котловины оз. Бустын-Нур в котловину оз. Ойгон-Нур, 29 VII 1924, М. Нейбург; 15^2 — центральный Хангай, хр. Тарбагатай, перевал Солонгот, в ерниках вдоль родника, 4183, 1 VIII 1973; 15^3 — южный склон горы Отгон-Тэнгри, около ключей, 79, 15 VII 1929, Е. В. Козлова; 15^4 — западный склон горы Отгон-Тэнгри, на болотистой почве, 20 VI 1896, Е. Клеменц; 15^5 — берег р. Богдоин-Гол у южного подножья горы Отгон-Тэнгри, 15 VII 1929, Е. В. Козлова; 15^6 — русло р. Богдоин-Гол по склонам, 8 VII 1929, Е. В. Козлова; 15^7 — каменистое болото на вершине горы Дагандель, 7 IX 1926, Н. В. Павлов; 15^8 — центральный Хангай, гора Цаган-Биту около высокогорного оз. Хух-Нур, осочник в межгорной пади, 3935, 15 VII 1972); *16* — *Cicerbita azurea* (16^1 — Убсунурский аймак, Малчин сомон, северный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула в 8 км в югу от Сэрту-Кудук, выс. 1950 м, злаково-разнотравный лиственничник, 4778, 19 VII 1973; 16^2 — там же, Хиргис сомон, выс. 1760 м, в 5 км к югу от Хиргис сомона, разнотравно-злаковый лиственничник, 4708, 15 VII 1973; 16^3 — там же, верховье р. Мэндэхин-Гол, в 13 км выше Барун-Туруна, лиственничный лес, 957, 22 VII 1971, В. И. Грубов и др.; 16^4 — там же, в 32 км от госхоза Барун-Турун, злаково-разнотравный лиственничник, 4922, 23 VII 1973).

Местонахождения редких высокогорных видов

17 — *Potentilla biflora* (центральный Хангай, хр. Тарбагатай, перевал Солонгот, заросли *Betula rotundifolia*, 4178, 1 VIII 1972); *18* — *Carex atro-fusca* (центральный Хангай, гора Цаган-Биту, около высокогорного оз. Хух-Нур, северный макросклон, болото, выс. 3000 м, 3984, 18 VII 1972); *19* — *Saussurea glacialis* (там же, мелкоземистый участок под скалами, выс. 3300 м, 3946, 15 VII 1972); *20* — *S. leucophylla* (Баян-Хонгорский аймак, гора Гурван-Булак, выходы карбонатных песчаников, выс. 2900 м, 3811, 10 VII 1972); *21* — *Oxytropis chionophylla* (Баян-Хонгорский аймак, гора Богд-Ул, типчаковая с кобрезией степь, выс. 2980 м, 3708, 7 VII 1973); *22* — *Saussurea saichanensis* (22^1 — Баян-Хонгорский аймак, гора Богд-Ул, типчаковая с петрофитами и кобрезией степь, выс. 2980 м, южный склон, 3703, 7 VII 1972; 22^2 — там же, разнотравно-злаковый кобрезиевник, выс. 2700 м, южный склон, 3751, 8 VII 1972; 22^3 — Отгон сомон, южный склон горы Отгон-Тэнгри в верховьях р. Чулут, 5177, 13 VII 1974, Д. Банзрагч, Э. Гамболд); *23* — *Kobresia humilis* (23^1 — южный макросклон хр. Хан-Хухийн-Ула, Ундер-Хангай сомон, в 11 км к западу от сомона по дороге на Улангом, выс. 2700 м, осочник с кобрезией, 5083, 26 VII 1973; 23^2 — там же, разнотравно-типчаковая с кобрезией степь, выс. 2760 м, 5093, 26 VII 1973).

В тех случаях, когда не указаны коллекторы, сборы сделаны авторами статьи.

степей в Казахстане), а также сухостепные сообщества из формации *Festuca valesiaca* и *Stipa capillata*, характерные для сухостепной полосы в Причерноморье и Казахстане. В подпоясе горных луговых степей господствуют овсецовые (*Helictotrichon altaicum*) степи, имеющие локальное распространение на востоке Казахстана (восточная часть Казахского мелкосопочника, Калбинский хребет, юго-восточный Алтай). Состав и структура растительности западной части Хангая, специфика высотной поясности растительного покрова, обогащение флоры значительным числом «западных» видов, выклинивающихся восточнее, — все это свидетельствует о прохождении на этой территории важного ботанико-географического рубежа. Подробные исследования растительности сопредельных западных территорий, а именно южного макросклона хр. Танну-Ола, обращенного к Убсунурской впадине, а также западной и северо-западной частей Монгольского Алтая, до сих пор совершенно не изученных, позволят сделать окончательное заключение о ботанико-географической значимости этого рубежа и времени формирования различных флороценотических комплексов (в случае установления разрывов ареалов указанных выше сообществ «западной» ориентации).

2-я группа. Особую группу составляют растения, найденные в Хангае только в северных его районах (северные макросклоны магистрального хребта Хангая и хребтов Хан-Хухийн-Ула, Тарбагатай и Булнай-Нуру, горы Их-Уул, лежащей на границе северного Хангая и Прихубсугулья). Вне Монголии ареалы этих видов охватывают таежные, тундровые и арктические территории Палеарктики или Голарктики, либо более ограниченные районы преимущественно Южной (отчасти Восточной) Сибири. Местонахождения в северном Хангае фиксируют большей частью самые южные точки произрастания данных видов.

Эти растения являются либо мезофитами, либо они связаны с влажными и холодными местообитаниями. Среди них выявляются лесные (или лугово-лесные и луговые) виды и довольно обширная группа растений, свойственных специфическим типам растительности высокогорий Южной и Восточной Сибири — гольцам и подгольцовым редколесьям.

Распространение бореальных, гольцовых и подгольцовых видов в горных массивах северного Хангая, лежащего на границе с бореальной областью, совершенно закономерно. Этому способствуют отсутствие мощных преград на севере, современная климатическая обстановка [6] и существование многолетнемерзлых грунтов (Геокриологические условия Монгольской Народной Республики, 1974).

Исследования лесной растительности, осуществленные в последние годы в МНР (Дугаржав и др., 1975; Банникова, Худяков, 1976; Коротков, 1976), показали, что лиственничные и кедрово-лиственничные леса тянутся в северном Хангае полосой то большей, то меньшей ширины по всем северным склонам, образуя горно-лесной пояс с несколькими подпоясами. Этот пояс, правда, выклинивается на южных склонах. Лесные ценозы Хангая очень разнообразны по своему составу. Наряду с остепненными лиственничниками, которые А. А. Юнатов (1950) считал основным типом леса в Хангае, там довольно широко распространены так называемые псевдотаежные сухомшистые лиственничники (Дугаржав и др., 1975), а также леса с примесью в моховом и травяно-кустарничковом ярусах настоящих бореальных таежных видов.

Не только существование горно-лесного пояса отличает северный макросклон Хангая от южного, но и общие закономерности высотной дифференциации растительного покрова и структура растительности высокогорий.

---

[6] Речь идет о климатических условиях на склонах северных экспозиций, которые, как выяснилось из метеорологических наблюдений, проводившихся в 1970—1973 гг. в северном Хангае по плану работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, приближаются по многим показателям к климату таежных районов (устное сообщение И. А. Берестневой).

На северном макросклоне леса на их верхнем пределе сменяются кедровыми и кедрово-лиственничными редколесьями, а затем разнообразными типами горных тундр: водяничными (*Empetrum nigrum*), ерниковыми (*Betula rotundifolia*), ивовыми (*Salix rectijulis* и *S. recurviggemis*), дриадовыми (*Dryas oxyodonta*), а также осоково-кобрезиевыми и осоковыми высокогорными лугами. Присутствие редколесий и горных тундр сближает высокогорья северного Хангая с аналогичными типами высокогорных ландшафтов Южной и отчасти Восточной Сибири. Существуют не только их ландшафтное сходство, но и близость по составу и структуре растительных сообществ (Малышев, 1968). Дополнительные находки в горах Хангая значительного числа видов, свойственных лесным, гольцовым и подгольцовым ландшафтам Южной и Восточной Сибири, еще более подтверждают ботанико-географические связи этих регионов.

Отметим некоторые элементы комплекса «северных» видов. Так, в северном Хангае нами был собран североголарктический вид *Arctous alpina*, растущий во влажных мохово-лиственничных или кедрово-лиственничных лесах и редколесьях, часто на верхнем пределе их распространения (рис. 1, *9*). Ранее этот вид был известен в МНР лишь из большого числа местонахождений в горах Прихубсугулья. Южнее, чем было известно по предшествующим сборам, обнаружено произрастание *Carex iljinii* (рис. 1, *10*) — вида, свойственного также лесному и подгольцовому поясу Восточной Сибири, Ангаро-Саянского района и Даурии. Этот вид растет в северном Хангае в условиях повышенного (часто застойного) увлажнения на моховых (сфагновых) болотах и в лиственничниках с хорошо развитым моховым покровом. В северном Хангае был обнаружен *Rhododendron ledebourii* (рис. 1, *11*), имеющий сходный с предыдущим видом тип ареала и довольно обычный в лиственничных и березово-лиственничных лесах Прихубсугулья.

Наши сборы показали, что некоторые виды (например, *Empetrum nigrum*, *Dryas oxyodonta*, *Linnaea borealis* и др.), считавшиеся ранее редкими в Хангае и известные лишь в отдельных точках, не являются таковыми. Так, *Linnaea borealis* — довольно обычный вид в горно-таежном поясе хр. Хан-Хухийн-Ула, встречается там массово в разнообразных типах лиственничных и кедрово-лиственничных лесов от высоты 1700 до 2000 м (Карамышева, Банзрагч, 1976).

К группе видов, имеющих южносибирские связи, относится и очень своеобразная по внешнему облику камнеломка *Saxifraga hieracifolia*, собранная нами (рис. 1, *12*) в высокогорном поясе (во влажных осочниках). На горе Цаган-Биту (около высокогорного оз. Хух-Нур) в осоковом кобрезиевнике, на высоте 3000 м был собран алтайско-северомонгольский вид *Oxytropis saposhnikovii* (рис. 1, *13*).[7]

На перевале Солонгот (хр. Тарбагатай) и в горном массиве Дашдагва-Ул были собраны типично гольцовые растения: *Carex rigidioides* (восточносибирский субокеанический гольцовый вид, по Юрцеву, 1968) (рис. 1, *14*) и *Salix divaricata*, обычное растение в гольцовом поясе гор Предбайкалья и Забайкалья (Скворцов, 1968) (рис. 1, *15*).[8]

Интересно широкое распространение в горно-лесном поясе северо-западного Хангая (на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула) *Cicerbita azurea* — характерного компонента лиственничных лесов юго-восточного Алтая (Крылов, Речан, 1967). Активная роль *Cicerbita azurea*, произрастающей в хр. Хан-Хухийн-Ула, и в настоящих таежных лесах,

---

[7] Интересно, что район, окружающий высокогорное озеро Хух-Нур (Баян-Хонгорский аймак), отличается большим флористическим своеобразием. Там концентрируется значительное число редких для Хангая видов, известных только из нескольких местонахождений (например, *Saxifraga terectensis*, *Smelovskia calycina*, *Saussurea subacaulis*, *Waldheimia tridactylites*. *Dryadanthe tetrandra* и др.). В этом же массиве на моренной гряде у озера была обнаружена нами *Tretocarya pratensis* (вторая в МНР точка сбора этого очень редкого растения).

[8] У А. К. Скворцова (1968) приведен ареал *Salix divaricata* и отмечены отдельные точки сборов в Хангае.

и в редколесьях на верхнем пределе лесной растительности, и в остепненных так называемых подтаежных лиственничниках на нижней границе горно-лесного пояса, подчеркивает специфические черты литвенничников этого района Хангая, близких по составу к юго-восточноалтайским лесам. К северному макросклону хр. Хан-Хухийн-Ула приурочена восточная граница распространения *Cicerbita azurea* в МНР (рис. 1, *16*).

3-я группа. Среди найденных впервые в Хангае видов отчетливо выделяется группа типично высокогорных растений, встречающихся здесь в горных массивах на высоте 3000 и более метров. Учитывая эколого-фитоценотические связи и географию этих видов в Хангае, мы подразделяем их на две подгруппы. Первая из них объединяет растения, связанные в высокогорьях с ценозами обильно увлажняемых местообитаний — с сырыми часто заболоченными высокогорными лугами, с горными тундрами (мохово-ерниковыми сообществами), а также с увлажняемыми трещинами скал в субнивальном поясе и т. д. Их ареал в МНР не ограничен только высокогорьями северных районов (Прихубсугулья, Хэнтея и северного Хангая), как у упомянутых выше гольцовых видов, близких им по экологии, а охватывает и высокогорья более южных горных массивов (Монгольского, а иногда и Гобийского Алтая). Вторая включает виды, встречающиеся в МНР только в высокогорьях южных, наиболее аридных гор (Монгольского и Гобийского Алтая, южного Хангая), а вне Монголии — в высокогорьях горных цепей, окаймляющих аридные районы Центральной Азии, а также в горах Средней Азии (т. е. в горах восточной части субдоминиона Древнего Средиземья). В экологическом отношении эти виды могут рассматриваться как типичные криоксерофиты. В южном Хангае они всегда связаны с сообществами очень специфического состава — остепненными кобрезиевниками и дриадовыми (*Dryas oxyodonta*) ценозами, где постоянно встречается примесь горно-степных видов, — или с особыми типами высокогорных кобрезиево-мелкодерновиннозлаковых степей, распространенных только в очень узкой контактной полосе между степным и высокогорным поясами по южным склонам гор. Обычно эти сообщества приурочены к крутым щебнистым участкам южных склонов, для которых характерна крайняя контрастность условий (малоснежность, низкая зимняя температура, недостаток увлажнения и сильная инсоляция в летний период), в связи с чем там концентрируются виды особого экологического типа.

Если присутствие видов 1-й подгруппы подчеркивает связи высокогорий Монголии с Южной и Восточной Сибирью и с горами Средней Азии, наметившиеся после активных поднятий Алтая и Хангая, то примесь видов 2-й подгруппы выявляет оригинальные черты растительности высокогорного пояса южного Хангая. Этот высотный пояс в южном Хангае, так же как переходная полоса от горно-степного к высокогорному поясам, отличается преобладанием среди кобрезиевников их остепненных вариантов и высокогорных степей с примесью видов *Kobresia* и высокогорных криопетрофитов.

К 1-й подгруппе высокогорных растений мы относим очень своеобразный и резко обособленный в системе рода *Potentilla* вид *P. biflora*. Вне Монголии это растение распространено в высокогорьях Алтая, Тарбагатая, Саура, Северного, Центрального и Восточного Тянь-Шаня, довольно часто встречается в Саянах и Забайкалье, отмечено в изолированных точках в приберенгийских районах Чукотки и на острове Врангеля, а также в приберенгийских и притихоокеанских районах северо-запада Северной Америки. Известен этот вид и в Гималаях, но южная часть его ареала не уточнена (Камелин, 1969; Эндемичные высокогорные растения северной Азии, 1974). В горных массивах Южной Сибири *P. biflora* растет в подгольцовом и гольцовом поясах, во влажных трещинах скал. В этих же местообитаниях она была собрана в Монголии в Прихубсугулье, в Кобдоском районе и в северном Хангае (рис. 1, *17*). Представителем этой же группы является высокогорный голарктический вид *Carex atro-fusca* — очень редкий в Монголии и ранее лишь однажды со-

бранный только в Прихубсугулье (рис. 1, *18*), а также *Saussurea glacialis* (рис. 1, *19*) и *S. leucophylla* (рис. 1, *20*). Последняя принадлежит к ряду *Pygmaeae*, который объединяет виды, распространенные в Альпах, Гималаях, Тибете (Флора СССР, 1962).

Характерным компонентом комплекса криоксерофильных видов, свойственных высокогорным степям и остепненным кобрезиевникам, являются *Oxytropis chionophylla* (рис. 1, *21*) и *Saussurea saichanensis* (рис. 1, *22*) — эндем Монголии, близко родственный *S. glandulifera*, распространенной в Тибете и Кашмире (Липшиц, 1971).

В отличие от двух предшествующих видов *Kobresia humilis* встречается в местообитаниях с бо́льшим разнообразием экологических условий: она растет и в петрофитных вариантах степей на верхнем пределе их распространения, в остепненных кобрезиевниках, но переходит и на более увлажненные субстраты. Ареал этого вида охватывает высокогорья Джунгаро-Тарбагатайского района, Северного и Центрального Тянь-Шаня и Средней Азии (Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая) (Егорова, 1967). Сравнительно недавно *K. humilis* была обнаружена в горных цепях Гобийского Алтая (Грубов, 1974), а при исследовании хр. Хан-Хухийн-Ула выяснилось распространение ее в разнообразных ценозах этого хребта в контактной полосе между степным и высокогорным поясами (рис. 1, *23*).

Поясность растительности в Хангае и его ботанико-географическое разделение

Изучение географического распространения видов в сопоставлении с особенностями растительного покрова дает большой материал для суждения об общих закономерностях растительного покрова Хангайской горной страны и позволяет более правильно провести многие ботанико-географические рубежи, а также уточнить детальное районирование Хангая.

Некоторые региональные особенности флоры и растительности Хангая выявлены довольно четко и могут быть использованы для целей районирования. Это относится к растительности западной части Хангая, своеобразие которой было отмечено выше и послужило предметом специального обсуждения (Карамышева, Банзрагч, 1976). Наметились также некоторые отличия растительности восточной части Хангая, связанные с близостью Хэнтея и выражающиеся в распространении там особых типов степей (с участием дауро-восточномонгольских и даже восточномонгольско-маньчжурских элементов) и лесов, не свойственных остальной территории Хангая (Коротков, 1976). Но несомненно наиболее сложным и важным вопросом является уточнение ранга рубежа, отделяющего южный Хангай от северного, ибо этот вопрос выходит за узко региональные рамки и тесно связан с установлением границы между Северной и Центральной Азией или, иначе говоря, между бореальным и аридным регионами Палеарктики. Существуют крайне противоречивые точки зрения о положении этой территории в системе высших единиц ботанико-географического районирования.[9]

---

[9] А. А. Юнатов (1950) относит Хангай целиком к Евразиатской степной области и рассматривает его в качестве Хангайской горно-лесостепной провинции. Северный и южный Хангай разделяется им границей окружного ранга. Е. М. Лавренко (1970), проводивший районирование Центральноазиатской степной подобласти до провинциального и подпровинциального уровней, так же как Юнатов, включает весь Хангай в степную область Евразии, но относит его к Хангайско-Даурской горно-лесостепной провинции, выделяя Хангай только в ранге подпровинции. В. И. Грубов (1955, 1963) отделяет северный Хангай от южного границей, которая трактуется им как рубеж между Евразиатской бореальной подобластью Голарктики и аридной Центральноазиатской подобластью Средиземья. В недавно опубликованной работе Г. А. Пешкова (1974) присоединяется к точке зрения В. Б. Сочавы (Сочава, Тимофеев, 1968), рассматривающего Хангай как часть самостоятельной Южно-Сибирской горной области

Не имея возможности подробно останавливаться на обсуждении этой проблемы, так как она заслуживает специального глубокого и разностороннего анализа, выскажем лишь самые общие соображения.

Хангай является обширной горной страной, охватывающей территории нескольких природных подзон и граничащей на севере с бореальной областью (Прихубсугулье), а на юге — с территориями, где господствуют центральноазиатские пустынные степи. На его протяжении прослеживаются существенные флористические и фитоценотические изменения, сильно осложненные вертикальной поясностью. При этом поясность в Хангае имеет как бы двухступенчатый характер и проявляется не только на склонах многочисленных хребтов и изолированных гор, входящих в систему Хангая, но и на пьедесталах этих гор, т. е. на межгорных равнинах, располагающихся в разных частях Хангая на неодинаковой высоте. Все это вызывает большую сложность в выявлении закономерностей пространственного размещения растительных сообществ и в проведении районирования. Однако если использовать, как это принято при районировании горных стран, в качестве главного фитоценотического критерия структуру вертикальной поясности растительного покрова, то отчетливо выявляются крупные ботанико-географические отличия северного Хангая от южного.

Высотная дифференциация растительного покрова южного макросклона относится к поясности типично аридного характера и названа нами южнохангайским типом (рис. 2, *А*). Колонка поясов там состоит только из двух поясов (и на северном, и на южных склонах) — горностепного (с несколькими подпоясами) и высокогорного. Последний представлен в основном кобрезиевниками — особым типом высокогорной растительности, свойственным горным массивам внутриконтинентальных регионов Евразии. Поясность же северного Хангая (рис. 2, *Б*) отличается большим своеобразием, которое состоит в резкой асимметрии ее на разных склонах. На северных и южных склонах различны не только детали в структуре поясности (число подпоясов, их ширина, верхние и нижние пределы распространения), что характерно и для южнохангайского типа, но там представлен разный набор поясов.[10] На северном склоне это — горно-степной, горно-лесной, подгольцовый, гольцовый и субнивальный (а на вершине горы Отгон-Тэнгри и нивальный) пояса; на южных — горностепной и высокогорный пояса (на отдельных вершинах Цаган-Биту в высокогорьях выражен субнивальный пояс).

Если учитывать комплекс фитоценотических признаков, т. е. закономерности вертикальной поясности растительного покрова северного и южного макросклонов, состав формаций (классов и групп ассоциаций), отсутствующих в одном из этих регионов или не играющих в нем существенной фитоценотической роли, и принять во внимание соображения В. И. Грубова (1963) относительно их флористических отличий, то несомненно следует отделить северный и южный Хангай границей более высокого ранга, чем окружной (Юнатов, 1950). Однако северный Хангай не может быть отнесен к Бореальной подобласти Голарктики, как считает В. И. Грубов (1963), так как северные шлейфы гор (т. е. поверхности, приближающиеся к плакорам), так же как и южные склоны, заняты там хотя и очень своеобразными, но степными сообществами, а леса на северных склонах появляются вследствие высотной поясности растительного покрова.

Территория северного Хангая должна быть выделена по крайней мере в качестве самостоятельной Северохангайской подпровинции леса и степи

внутри Северо-Азиатского субконтинента. В системе флористического районирования Мезеля (Meusel, 1965) выделен регион (Zentralsibirische-Mongolisch-Daurische Region), близкий по очертанию к Южно-Сибирской горной области, но в южную его часть (Mongolische Unterregion) включены типично степные территории Монголии.

[10] Явления асимметрии поясности свойственны не только северному Хангаю. Они прослеживаются во многих горных массивах внутриконтинентальных районов Средней, Центральной Азии и Южной Сибири. Причины этого явления проанализированы в очень интересной работе Р. А. Еленевского (1938).

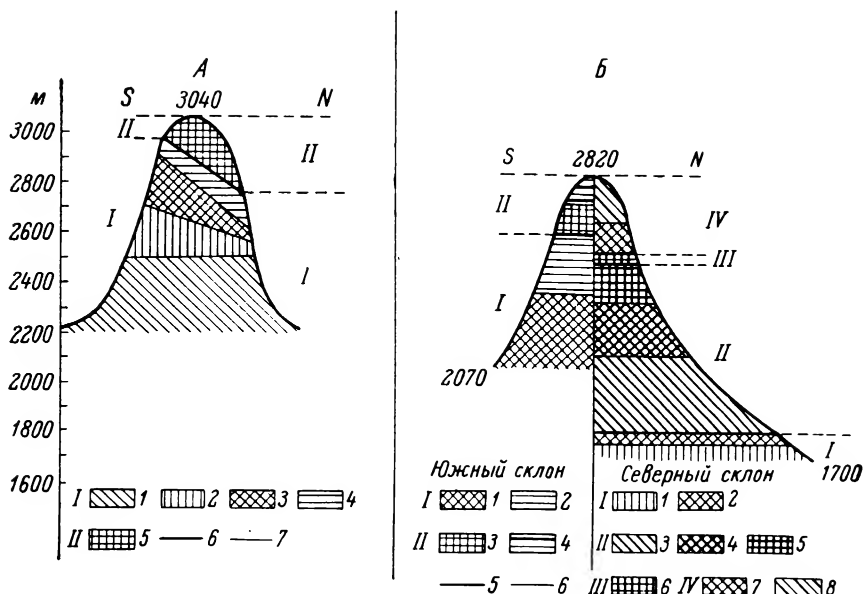


Рис. 2. Колонка вертикальных поясов.

А — южный макросклон Хангая. Гора Богд-Ул (выс. 3040 м), 46° 27′ с. ш. I. Степной пояс: *1* — сухие злаково-тырсовые, холоднополынно-злаково-тырсовые степи; *2* — разнотравно-мелкодерновиннозлаковые степи; *3* — горные луговые степи (на южных склонах — петрофитные их варианты); *4* — высокогорные мелкодерновиннозлаковые с кобрезией степи. II. Высокогорный пояс: *5* — остепненные кобрезиевники (на северном склоне с фрагментами влажных осоково-кобрезиевых сообществ); *6* — границы поясов; *7* — границы подпоясов.

Б — хр. Тарбагатай около перевала Солонгот (выс. 2820 м), 48° 10′ с. ш. Южный склон: I. Степной пояс: *1* — разнотравно-мелкодерновиннозлаковые степи: *2* — высокогорные мелкодерновиннозлаковые с кобрезиями степи. II. Высокогорный пояс: *3* — остепненные кобрезиевники; *4* — влажные осоково-кобрезиевые сообщества с фрагментами кустарниковых (*Salix berberifolia*) и кустарничковых (*Dryas oxyodonta*) тундр; *5* — границы поясов; *6* — границы подпоясов.

Северный склон: I. Степной пояс: *1* — разнотравно-мелкодерновиннозлаковые степи; *2* — луговые с участием *Carex pediformis* степи. II. Лесной пояс: *3* — лиственничники разнотравно-злаковые; *4* — кедрово-лиственничные и лиственничные леса с примесью бореальных видов; *5* — кедрово-лиственничные леса с подлеском из *Betula rotundifolia*. III. Подгольцовый пояс: *6* — кедровые редколесья. IV. Гольцовый пояс: *7* — мохово-лишайниковые ерники; *8* — дриадовые и кобрезиевые сообщества в сочетании с пятнами, лишенными растительности.

Хангайской горной провинции (последняя принимается в границах, установленных А. А. Юнатовым в 1950 г. с некоторыми уточнениями) в рамках Евразиатской степной области. Вопрос о включении северного Хангáя в особую Южносибирско-Северомонгольскую ботанико-географическую область, к установлению которой склоняются некоторые ботанико-географы, может быть окончательно решен лишь после подробного исследования растительности Северной Монголии (в частности Прихубсугулья), также относящегося в геоморфологическом смысле к Южно-Сибирской горной области. В настоящее время уже накапливается некоторый материал для характеристики природы и растительности этого чрезвычайно самобытного в ботанико-географическом отношении региона, не имеющего аналогов в полосе контакта леса и степи в Западной Сибири и Восточной Европе («Природные условия и ресурсы Прихубсугулья», 1972, 1973; Батраева, 1974; Пешкова, 1974; Назимова, 1975, и др.).

Южный Хангай несомненно является частью Центрально-Азиатской подобласти степной области Евразии (Лавренко, 1970).

ЛИТЕРАТУРА

Банзрагч Д., З. В. Карамышева, С. Мунх-Баяр, Ц. Цэгмид. (1975). Новые находки перистых ковылей на территории степной части МНР. Бот. ж., 60, 5. — Банникова И. А., О. Н. Худяков. (1976). Почвенно-

растительные подпояса лесного пояса юго-восточного Хангая. В кн.: Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л. — Батраева А. А. (1974). Геоботаническая характеристика природных кормовых угодий Прихубсугулья (МНР). Автореф. канд. дисс., Иркутск. — Геокриологические условия Монгольской Народной Республики. (1974). — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии АН СССР, 67. — Грубов В. И. (1963). Ботанико-географическое районирование Центральной Азии. Растения Центральной Азии, 1. — Грубов В. И. (1971). Новое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 56, 11. — Грубов В. И. (1972а). Дополнения и исправления к «Конспекту флоры Монгольской Народной Республики». Нов. сист. высш. раст., 9. — Грубов В. И. (1972б). Новые и ранее не известные для флоры Монгольской Народной Республики виды. Бот. ж., 57, 12. — Грубов В. И. (1974). Новое пополнение списка флоры Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 59, 2. — Грубов В. И. (1975). Пятое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 60, 7. — Дугаржав И., И. А. Коротков, Е. Н. Савин, И. В. Семечкин, А. Е. Тенькин, В. М. Яновский. (1975). Леса хребта Тарбагатай в Монголии. Лесоведение, 2. — Егорова Т. В. (1967). Осоковые — ситниковые. Растения Центральной Азии, 3. — Еленевский Р. А. (1938). Динамика ландшафтных смен от Алтая к Тянь-Шаню. Бюлл. МОИП, отд. биол., XLVII, 3. — Камелин Р. В. (1969). Материалы к флоре Памиро-Алая. *Potentilla biflora* Willd. Бот. ж., 54, 3. — Карамышева З. В., Д. Банзрагч. (1976). Растительность хр. Хан-Хухийн-Ула и южной части Убсунурской впадины. В кн.: Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — Коротков И. А. (1976). Географические закономерности распределения лесов в МНР. Бот. ж., 61, 2. — Крылов А. Г., С. П. Речан. (1967). Типы кедровых и лиственничных лесов горного Алтая. — Лавренко Е. М. (1970). Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 12. — Липшиц С. Ю. (1971). Критический обзор секции *Pycnocephala* Lipsch. рода *Saussurea* DC. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXVI, 4. — Малышев Л. И. (1968). Генетические связи высокогорных флор южной Сибири и Монголии. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, 1. — Назимова Д. И. (1975). Эколого-географические закономерности формирования типологического состава горных темнохвойных лесов западного Саяна. Автореф. канд. дисс., Красноярск. — Пешкова Г. А. (1974). Степи юго-западного и юго-восточного Забайкалья, их сходство и отличие. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, 1. Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. (1972, 1973). Вып. 1 (1972); вып. 2 (1973). — Растения Центральной Азии (1967, 1968). 3 и 4. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. — Сочава В. Б., Д. А. Тимофеев. (1968). Физико-географические области Северной Азии. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 19. — Флора СССР. (1951, 1962). XVII (1951); XXVII (1962). — Эндемичные высокогорные растения северной Азии. (1974), 2. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии АН СССР, 39. — Юнатов А. А., Д. Банзрагч. (1968). Новые данные для флоры северного Хангая. Бот. ж., 53, 10. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. — Meusel H. (gemeinsam mit E. Jäger u. E. Weinert). (1965). Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и Институт Ботаники АН МНР,
Улан-Батор.

Получено 2 XII 1975.

SUMMARY

The article analyses the geography of 26 plant species found by the authors in Khangai for the first time. According to their distribution and ecologo-coenotic connections they have been devided into 3 groups as follows: 1) Steppe species with the eastern boundary of their area in Western Khangai; 2) Forest, meadow and mire species, as well as species of mountain tundra belt (goltsy) and larch open woodland belt, located in Northern Khangai at the southern limit of their spreading, and 3) Alpine species, characteristic of separate regions of high mountainous Khangai.

The regularities in geographical distribution of species are compared with the modern plant cover specificities of certain parts of Khangai. Problems of botanico-geographical subdivision of Khangai with respect to the specificity of altitudinal zonation of its plant cover are discussed. Brief description of two types of altitudinal zonality is given: the North Khangai type, transitional to South Siberian one, and the South Khangai type, which is typically arid.

УДК 537.533.35 : 581.4 : 582.26

И. В. Макарова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ НЕСКОЛЬКИХ ВИДОВ РОДА *THALASSIOSIRA* CL. ИЗ ТИХОГО ОКЕАНА, ИЗУЧЕННЫХ С ПОМОЩЬЮ ТРАНСМИССИОННОГО ЭЛЕКТРОННОГО МИКРОСКОПА

I. V. MAKAROVA. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* CL. FROM THE PACIFIC OCEAN, STUDIED IN TRANSMISSION ELECTRON MICROSCOPE

Приводятся краткие сведения об изученности панциря диатомовых водорослей в электронном микроскопе и даются основные характеристики трансмиссионного и сканирующего электронного микроскопов (ТЭМ и СЭМ). Использование в работе ТЭМ позволило автору дать существенные дополнения к диагнозам двух видов рода *Thalassiosira* Cl. и описать один вид этого рода, новый для науки.

В последнее десятилетие применение электронного микроскопа в практике альгологических исследований приобретает все большее значение. Сведения, полученные при помощи трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов по диатомовым водорослям, в настоящее время используются не только для познания морфологии панциря и створки, а уже дают возможность применять их в таксономических целях.

Как известно, панцирь диатомовых водорослей был одним из первых ботанических объектов, положивших начало исследованию водорослей в электронном микроскопе просвечивающего типа. Первые сведения о тонкой структуре диатомей относятся к концу 30-х—началу 40-х годов (Mahl, 1939; Kolbe, Gölz, 1943). Некоторое время спустя появилось уже довольно значительное количество работ по данным электронной микроскопии диатомей, хотя исследования проводились только несколькими учеными (Okuno, 1944—1954; Kolbe, 1948—1951; Desikachary, 1952—1954). К 1957 г. было изучено в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) около 300 видов из различных родов, что уже позволило составить сводки по структуре панциря изученных видов (Helmcke, Krieger, 1953—1961; Desikachary, 1957; Okuno, Kurosawa, 1957; Hendey, 1959). Исследования этих авторов продолжались и в последующие годы. Однако все упомянутые работы носили чисто морфологический характер, так как в них сообщались данные о тонкой структуре панциря и створок, полученные случайно или основанные на недостаточном материале, что приводило порой к неточным информациям об отдельных структурах или ошибочной идентификации некоторых видов. На эти недостатки в изучении тонкой структуры диатомей с помощью ТЭМ в свое время указывали ведущие диатомологи (Kolbe, 1948—1951; Ross, 1963). В связи с этим таксономические проблемы на основе изучения диатомовых водорослей в ТЭМ в то время не ставились.

Кроме того, до 1960 г. не было изучено детально в ТЭМ ни одного рода целиком, не только богатого видами, но даже малочисленного. Все это затрудняло выявление сходств и различий у видов на уровне ультраструктур. Во-первых, трудности возникали потому, что не проводилось параллельных исследований в световом микроскопе (СМ), а элек-

тронные интерпретации микрофотографий, полученные только в ТЭМ, недостаточны для точной идентификации, особенно если объект рассматривался лишь при больших увеличениях и подвергался изменениям при высокой температуре или же был недостаточно тщательно подготовлен материал. Во-вторых, кажущееся многообразие структур в СМ исчезает при рассматривании их в ТЭМ и сводится к двум основным элементам — пороидам и ареолам. И тем не менее применение ТЭМ в целях изучения тонких структур панциря у диатомовых водорослей сыграло огромную роль и дало возможность применить накопленные сведения и продолжить исследования в этом направлении для использования их в таксономических целях (Ross, 1963; Ross, Sims, 1972).

Не вызывает сомнения, что ТЭМ дал много новых и ценных сведений о тонкой структуре панцирей и створок диатомей вообще и особенно у мелких видов и видов с тонким панцирем, а также имеющих очень нежную структуру. Это дало возможность применить и использовать полученные данные в таксономии диатомей. Так, например, была предложена классификация типов ультраструктуры (Desikachary, 1957; Hendey, 1959, 1971; Helmcke, Krieger, 1961), а из рода *Stauroneis* по ультраструктуре должна быть отделена группа видов и отнесена к самостоятельному роду (Ross, 1963); некоторые виды из одного рода были переведены в другой (Hasle, Heimdal, 1970; Hasle, 1973а, б).

Несмотря на то что в последние годы в практику ботанических исследований введен сканирующий электронный микроскоп (СЭМ), обладающий рядом преимуществ перед СМ и ТЭМ (см.: Miller, 1969; Wornardt, 1970, 1971; Ross, Sims, 1972; Караева, Шевченко, 1974), все-таки ТЭМ и в дальнейших исследованиях будет по-прежнему использоваться альгологами и оказывать им помощь в познании ультраструктур и расшифровке тайн природы.

Неоспоримо, что ТЭМ имеет существенные недостатки по сравнению с СЭМ; это ограниченная глубина резкости, не позволяющая видеть все детали в фокусе, непроницаемость для электронов толстых слоев панциря, затрудненность рассматривания крупных створок, так как они не помещаются целиком в поле зрения. Но тем не менее ТЭМ также имеет и некоторые преимущества перед СЭМ; его разрешающая способность больше в 10—20 раз, а по сравнению с СМ в 100—200 раз, он дает возможность изучать малые и так называемые «бесструктурные» объекты. Существуют некоторые ошибочные представления о трудностях работы на ТЭМ: необходимо, якобы, использование только чистых культур; сложна подготовка препаратов; небольшой диапазон увеличений; нельзя изменять увеличения (т. е. рассматривать объект сначала при малом увеличении, а потом при большом, и наоборот). Все эти соображения, однако, не имеют оснований, практика показала простоту и надежность применения ТЭМ для таксономических целей.

В свое время Хустедт решительно выступал против использования признаков тонкой структуры для классификации диатомовых водорослей (Hustedt, 1945—1952, 1955, 1966). Он считал, что ультраструктура более однородна в ТЭМ по сравнению с тем, что наблюдается исследователями в СМ, и ее различия не связаны с теми характеристиками, которые используются для определения вида. Эти взгляды отчасти разделяли и другие исследователи (Hendey, 1959; Lund, 1962). Но это, вероятно, было вызвано не консерватизмом систематиков, а тем, что количество изученных видов было невелико, а следовательно, и слишком мало было известно о тонкой структуре не только более крупных таксонов, но и отдельных видов. Представления Хустедта не остались незамеченными диатомистами, в настоящее время при описании видов стали приводить данные структуры, видимой в СМ и ЭМ. Установлено, что исследования створок диатомей в ЭМ зачастую не противоречат данным, полученным в СМ, а существенно дополняют их. Кроме того, для полной характеристики клетки того или иного вида одинаковое значение могут иметь как сведения о структуре панциря, видимые в СМ и ЭМ, так и данные о строении протопласта (Ross, 1963).

Материал и метод

Материалом для настоящего исследования послужили сборы Н. И. Стрельниковой из северо-восточной части Тихого океана в июне 1969 г. и Н. И. Караевой из залива Пьюджет Саунд в августе 1969 г., любезно предоставивших мне свои пробы для изучения в ТЭМ. Кроме того, дополнения к описанию видов сделаны по образцам из сборов М. И. Роухияйнен из Баренцева моря весной 1961 г. и В. А. Николаева из залива Посьет Японского моря в сентябре 1967 г. Считаю приятным долгом выразить свою благодарность всем лицам, материалы которых были использованы в данной статье.

Предварительный просмотр проб в СМ показал обилие и разнообразие видов рода *Thalassiosira* Cl. в пробах из северо-восточной части Тихого океана. Это дало возможность изучить их более детально в ТЭМ Tesla BS242B, обладающим следующими свойствами: ускоряющее напряжение 40—60 квт, разрешающая способность 30 Å, увеличение 1280—30 000; микрофотографии выполнены С. И. Генкал и В. И. Михайловым при участии автора.

Проводимые мною работы по исследованию отдельных видов рода *Thalassiosira* в ТЭМ способствовали выявлению многих деталей в структурных элементах панциря, что позволило существенно дополнить диагнозы уже известных видов и описать новые для науки виды, в частности следующий новый вид.

Thalassiosira strelnikoviae Makar. sp. nov.

Cellulae ab anulo visae tympaniformes, humiles, filo gelatinoso crasso prope valvam in fila aliquot tenues ramificato conjunctae. Valvae planae, 16—18 mkm in diam., structura areolata, areolis rotundis subaequimagnis, in seriebus tangentalibus dispositis, 12—13 pro 10 mkm, velo cribroso, poris 18 pro 1 mkm (tab. I, *5*, *6*), centro processibus fulcratis 7—9 («fultoportulis») plerumque recus lineam rectam biserialiter dispositis, margine sat raris regulariter anulatim dispositis, 0.8—1 mkm longis, 4 pro 10 mkm, processu rimoso («rimoportula») subindistincto, inter centrum et flexum sito, margine radialiter striato, striis 24 pro 10 mkm (tab. I, *1*—*6*).

T y p u s: Oceanus Pacificus, locus Aleutskij Zhelob dictus 53°25′5″ lat. bor., 163°32′8″ long. occid., Yunio 1969, N. I. Strelnikova. In Instituto Botanico nomine V. L. Komarovii Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A f f i n i t a s. Species areolarum dispositione, charactere zonae marginalis, necnon processuum fulcratorum centralium dispositione specimina a cl. Helmcke et Krieger (1954, tab. 104) sub nomine *Thalassiosira decipiens* (Grun.) Jørg. (Determinatio erronea; character speciei cum specimine allato non congruit (cf.: Hasle, Heimdal, Fryxell, 1971, fig. 44, 45). Allata in mentem revocat, processibus fulcratis marginalibus *Th. poro-irregulatae* Hasle et Heimdal (Hasle, Heimdal, 1970, tab. 11, 62), processu vero fulcrato centrali *Th. ignotae* Makar. affinis est. (Novitates syst., XII, 1975).

Клетки с пояска в виде низкого барабана, соединенные одним толстым студенистым тяжем, который близ створки разветвляется на несколько тонких нитей. Створки плоские, 16—18 мкм в диам. Структура стенки створок из круглых, почти одинаковой величины ареол, расположенных в тангентальных рядах, 12—13 ареол в 10 мкм. Внутренняя часть ареол (велум) ситовидная, 18 отверстий (пор) в 1 мкм (табл. I, *5*, *6*, см. вклейку). В центре створки 7—9 трубковидных выростов с опорой, расположенных обычно по прямой линии в два ряда, с внутренней стороны стенки створки окружены 2—3 порами (табл. I, *6*). По краю створки кольцо довольно редких, равномерно расположенных трубковидных выростов с опорой, 4 в 10 мкм, направленных, вероятно, почти вертикально к загибу створки. Длина выростов 0.8—1 мкм. Трубковидный вырост со щелью мало замет-

ный, расположен между центром и загибом створки. Край радиально исчерчен, 24 штриха в 10 мкм.

Тип: Тихий океан, Алеутский желоб: 53°25′5″ с. ш., 163°32′8″ з. д. июнь 1969, Н. И. Стрельникова; хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Родство. Описываемый вид по расположению ареол и характеру краевой зоны, наличию и расположению нескольких центральных трубковидных выростов обнаруживает сходство с экземпляром, приведенным Хельмке и Кригером (Helmcke, Krieger, 1954, tab. 104) под названием *Thalassiosira decipiens* (Grun.) Jørg.,[1] а по направлению краевых трубковидных выростов сходен с *Th. poro-irregulata* Hasle et Heimdal (Hasle, Heimdal, 1970, tab. 11, 62), по центральным трубковидным выростам — с *Th. ignota* Makar. (Макарова, 1975).

Thalassiosira pacifica Gran et Angst (табл. II, *1—8*; табл. III, *1—6*, см. вклейки) Gran, Angst, 1931: 437, 438, fig. 12; Макарова, 1970: 17, 18.

Син. *Thalassiosira pulchella* Takano, 1963, tab. I, IIa, b.

Описание сделано по образцам, собранным в Тихом океане (залив Пьюджет Саунд; Алеутский желоб: 53°25′5′ с. ш., 163°82′8″ з. д.; Аляскинский залив: 56°14′6″ с. ш., 140°30′ з. д.).

Клетки в виде барабана со скошенными углами, 10—12 мкм выс., образуют довольно длинные гибкие цепочки, соединенные одним тонким студенистым тяжем, длина которого почти равна высоте клетки. Створки плоские или слегка вогнутые в центре, 10—48.5 мкм в диам. Структура стенки створок из круглых ареол, расположенных в строго линейных рядах, или тангентальных, слегка изогнутых к центру, иногда с тенденцией к радиальности, 10—16 ареол в 10 мкм, а близ края — 20—28 ареол в 10 мкм. (табл. II, *1—4*; табл. III, *1—4*, см. вклейки). Внутренняя часть ареол ситовидная, 16—18 пор в 1 мкм, поры расположены в центральной части велума. В центре створки один трубковидный вырост с опорой, рядом с которым часто расположена более крупная ареола (табл. III, *1*, *4*, *6*). По самому краю створки кольцо отчетливых мелких, очень равномерно и часто расположенных, направленных наружу трубковидных выростов с опорой, 6 в 10 мкм, с внутренней стороны створки окруженных четырьмя порами. Трубковидные выросты с опорой почти строго цилиндрические, 0.8—1.1 мкм дл., 0.2—0.4 мкм в диам. (табл. II, *8*; табл. III, *5*). Трубковидный вырост со щелью расположен в одном кольце с остальными выростами, отличается от них большей величиной, 1.2—1.4 мкм дл., и формой в виде рупорообразной трубки (табл. II, *6*; табл. III, *2*). По самому краю створки расположены отчетливые ребровидные образования, 0.6 мкм дл., 16—18 в 10 мкм (табл. II, *6*, *8*; табл. III, *4*, *5*).

Морской неритический бореальный вид. Обитает в Тихом океане: Аляскинский залив, Алеутский желоб, залив Пьюджет Саунд, у берегов Канады. Хасле (Hasle, 1975) указывает на нахождение его в Северной Атлантике.

Thalassiosira nordenskiöldii Cl. (табл. IV, *1—6*; табл. V, *1—4*, см. вклейки).

Cleve, 1873 : 7, tab. I, fig. 1; Макарова, 1970 : 14—17.

Описание сделано по образцам, собранным в Баренцевом море (Дальние Зеленцы), Японское море (залив Посьет), Тихом океане (Алеутский желоб: 53°25′5′ с. ш., 163°32′8″ з. д., 53°48′4″ с. ш., 163°30′ з. д.; Аляскинский залив: 56°14′6″ с. ш., 140°03′ з. д.).

Клетки с пояска восьмиугольные, 9—15 мкм выс., образуют короткие или длинные гибкие цепочки, соединенные одним тонким студенистым тяжем, длина которого меньше высоты клетки. Створки слегка выпуклые с углублением в центре, 11—45 мкм в диам. Структура стенок створок довольно нежная, ареолы округлой или слегка вытянутой формы расположены в радиальных рядах, в центральной части створки более или ме-

---

[1] Определение сделано ошибочно, так как признаки приведенного экземпляра не соответствуют диагнозу *Th. decipiens* (см.: Hasle at all., 1971, fig. 44, 45).

нее рыхло, 20—24 в 10 мкм, вблизи края плотнее, 28 в 10 мкм (табл. IV, *1*, *2*). Внутренняя часть ареол ситовидная, с 20 отверстиями в 1 мкм. В центре створки один трубковидный вырост с опорой, окруженный несколькими более крупными ареолами (табл. IV, *2*, *6*; табл. V, *4*). Отступя от края на $^1/_3$ диаметра створки, кольцо крупных равномерно расположенных трубковидных выростов с опорой, 2 в 10 мкм, направленных от центра к периферии, окруженных на внутренней оболочке створки четырьмя порами. Наружная часть выростов в виде полой трубки, 0.2—0.4 мкм в диам., 1.8—3 мкм дл., слегка расширенной у основания (табл. IV, *2*, *5*), а наверху или с окаймляющей воронкой, до 1.2 мкм в диам. (табл. V, *1*—*3*), или без нее (табл. IV, *2*, *5*). В одном кольце с трубковидными выростами с опорой расположен трубковидный вырост со щелью, почти не отличающийся по размерам, но имеющий другую форму — в виде рупорообразной трубки (табл. V, *1*). Загиб створки из ареол, расположенных в прямых рядах, около 40 ареол в 10 мкм (табл. IV, *3*).

Морской пелагический и неретический аркто-бореальный вид. Обитает в северных и дальневосточных морях СССР, Северном Ледовитом океане, у берегов северных европейских морей и проливов, в северной Атлантике и у берегов восточной Америки, а также в Тихом океане у берегов северной Калифорнии и северной Америки.

Известен также в миоцене и плиоцене Дальнего Востока, ледниковых отложениях северо-западной части Тихого океана, послеледниковых отложениях Охотского моря, в четвертичных отложениях Ладожского озера и в Карелии.

ЛИТЕРАТУРА

Караева Н. И., А. Я. Шевченко. (1974). К методике исследования диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе. Бот. ж., 59, 7. — Макарова И. В. (1970). К таксономии некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. Нов. сист. низш. раст., VII. — Макарова И. В. (1975). Новые виды рода *Thalassiosira* Cl. из Баренцева моря. Нов. сист. низш. раст., XII. — Cleve P. T. (1873). On diatoms from the Arctic Sea. Bih. Kgl. Svensk. Vet.-Acad., 1, 13. — Desikachary V. T. (1952—1954). Electron microscope study of the diatom wall structure. I—III. J. Sci. Industr. Res., 11B, 13B; Amer. J. Bot., *41*. — Desikachary T. V. (1957). Electron microscopy studies on diatoms. J. Roy. Microscop. Soc., ser. 3, 76, 1—2. — Gran H. H., E. C. Angst. (1931). Plankton diatoms of Puget Sound. Publ. Puget Sound. Biol. St. Univ. Washington, 7. — Hasle G. R. (1973a). *Thalassiosiraceae*, a new diatom family. Norw. J. Bot., 20, 1. — Hasle G. R. (1973б). Some marine plankton genera of the diatom family *Thalassiosiraceae*. Beih. Nova Hedw., 45. — Hasle G. R. (1975). Distributional features of some marine planctonic diatoms. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1970). Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light end electron microscopes. Beih. Nova Hedw., 31. — Hasle G. R., B. R. Heimdal, G. A. Fryxell. (1971). Morphologic variability in fasciculated diatoms as exemplified by *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle comb. nov. Biol. Ant. Seas IV. Ant. Res., ser. 7. 31. — Helmcke J. G., W. Krieger. (1953—1961). Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. I—III. I, 1953; II, 1954; III, 1961. — Hendey N. I. (1959). The structure of the diatom cell wall as revealed by the electron microscope. J. Quekett Microscop. Club, Ser. 4, 5, 6. — Hendey N. I. (1971). Electron microscope studies and the classification of diatoms. In: The micropaleontologie of oceans. — Hustedt F. (1945—1952). Die Structur der Diatomeen und die Bedeutung des Elektronenmikroskopes für ihre Analyse. Arch. Hydrobiol., 1, 41, 1945; II, 47, 1952. — Hustedt F. (1955). Die grundsätzliche Structur der Diatomeen-Membran und die taxonomische auswerfung elektronenmikroskopischer Diatomeenaufnahmen. Bot. Notis., 108, 4. — Hustedt F. (1966). Der ultramikroskopische Bau der Zellwand in Beziehung zur Systematik der Diatomeen. Ber. Deutsch. bot. Ges., 79, 10. — Kolbe R. W. (1948—1951). Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. I—II. Ark. Bot., 33A, 17, 1948; Svensk. Bot. Tidskr., 45, 4, 1951. — Kolbe R. W., E. Gölz. (1943). Elektronenoptische Diatomeenstudien. Ber. Deutsch. bot. Ges., 61, 3. — Lund J. W. G. (1962). Classical and modern criteria used in algal taxonomy with special reference to genera of microbial size. In: Microbial Classification. Symp. Soc. Gen. Mikrobial., 12, Cambridge. — Mahl H. (1939). Diatomeenaufnahmen mit dem elektrischen Übermikroskop. Naturwiss., 27. — Miller U. (1969). Fossil diatoms under the scanning electron microscope. Sver. geol. Undersökn. ser. C, 642, Arsbok. 63. — Okuno H. (1944—1954). Electron microscopical study on fine structure of diatom frustules. Kagaku Tokyo, I—III, 14 (1944), 17 (1947); Bot. Mag. Tokyo, VI—XII, 62, 63 (1949), 63 (1950), 65 (1952), 66 (1953), 67 (1954). — Okuno H., K. Kurosawa. (1957). Index of di-

atoms researched with the electron microscope. Bull. Kyoto Univ. Industr. Arts. a. Text. Fibers, 2, 1. — R o s s R. (1963). Ultrastructure research as an aid in the classification of diatoms. Ann. N. Y. Acad. Sci., 108, 2. — R o s s R., P. A. S i m s. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Brit. phycol. J., 7. — T a k a n o H. (1963). Notes on marine littoral diatoms from Japan. J. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 36. — T a k a n o H. (1965). New and rare diatoms from Japanesee marine waters. J. Bull. Tokai Reg. Fisch. Res. Lab., 42. — W o r n a r d t W. W. (1970). Diatom researsch and the scanning electron microscope. Beih. Nova Hedw., 31. — W o r n a r d t W. W. (1971). Eocene, miocene and pliocene marine diatoms and silicoflagellates studied with the scanning electron microscope. Proc. II. Planctonic Conference, Roma, 1970, 1971.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1975.

SUMMARY

Concise data on the extent of knowledge about diatomous algae shells as studied in electron microscope are presented, and the basic characters of transmission and scanning microscopes (TEM and SEM) are given. The use of TEM enabled the author to contribute largely to the diagnoses of two species of the genus *Thalassiosira* and to describe another, new to science.

УДК 631.423.3 : 582.475.2 : 631.524.86

С. А. Дыренков, Г. Глатцель

ЭФФЕКТ КОНЦЕНТРАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ В ХВОЕ ЕЛИ — ОДИН ИЗ МЕХАНИЗМОВ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

S. A. DYRENKOV, G. GLATZEL. EFFECT OF CONCENTRATION OF NUTRITION ELEMENTS IN SPRUCE — NEEDLES AS ONE OF THE MECHANISMS OF RESISTANCE

При наблюдениях на вырубках в таежной зоне, в опытах по облесению высокогорий Альп и в вегетационных опытах показано, что у ели *Picea abies* (L) Karst. частичная потеря хвои, вызванная различными причинами, или частичная обрезка охвоенных побегов вызывают эффект концентрации элементов питания (NPK) в новообразующейся хвое, стимулируют ее физиологические функции, в частности — рост. Эффект более выражен у сильно поврежденных растений. В этих случаях он является преходящим и предваряет сильную общую физиологическую депрессию и ослабление роста растений. Эффект концентрации питательных элементов трактуется как механизм устойчивости вечнозеленых голосеменных растений, имеющих Quercus-тип сезонного роста.

Наблюдения за последствиями утраты особью каких-либо живых частей или органов относятся к числу самых первых экспериментальных работ физиологов растений. Реакция растений на утрату части ассимиляционного аппарата (хвои, листвы), например вследствие объедания листогрызущими насекомыми, резкого изменения абиотических факторов внешней среды или просто обрезки части живых ветвей, с давнего времени интересует также практиков лесоводства и садоводства.

Потеря листвы (хвои) для вечнозеленых голосеменных растений в общем имеет всегда более тяжелые последствия, чем для листопадных покрытосеменных растений. Последние ведь и в норме осуществляют полную регенерацию ассимиляционного аппарата не реже раза в год.

В свою очередь среди вечнозеленых голосеменных растений тоже имеются значительные различия в реакции на утрату хвои (Kozlowski, 1971). Особенно тяжело переносят ее те виды, у которых ежегодное развитие побегов происходит в течение короткого периода, причем побеги развиваются из зачатков, полностью сформировавшихся в предыдущем году. К таким древесным породам относится и наиболее важная в европейском лесоводстве порода — «хлебное дерево» («Brotbaum») наших лесов — ель. Но и ель обладает некоторой, хотя и ограниченной регенерационной способностью. Она может использовать довольно оригинальный механизм устойчивости, частично компенсируя потерю какой-то части своего ассимиляционного аппарата благодаря интенсификации физиологической деятельности его сохранившейся части и главным образом новообразующейся хвои.

Настоящая работа является попыткой обобщения сходных результатов наблюдений и экспериментов, направленных на выявление этого механизма устойчивости и выполненных соавторами независимо друг от друга.

Наблюдения за взрослыми деревьями

При проведении рубок оставленные на корню деревья часто оказываются на свободе, т. е. неожиданно попадают в резко измененные экологические условия. Особенно резко в первое время меняются условия в области

кроны: световые, температурные, влажность и движение воздуха. Невозможность быстрой адаптации теневой и полутеневой хвои, сформировавшейся у деревьев при сомкнутом пологе, приводит к ее отмиранию. Утрата хвои может быть большей или меньшей в зависимости от степени произошедших в кроновом пространстве изменений.

Преобладание в кронах елей световой или теневой хвои является показателем общего физиологического состояния (жизненности) растений. Оно издавна рассматривалось как признак, отражающий потенциальную устойчивость растений к изменению внешних условий при исследовании жизнедеятельности елового подроста (Зарецкий, Луговской, 1935; Байдалина, 1956, и др.) и взрослых деревьев (Burger, 1929—1953, и др.). Однако даже в самых современных исследованиях по физиологии елового подроста под пологом материнских древостоев и на вырубках основное внимание сосредоточивается на сопоставлении уровня отдельных физиологических процессов у категорий подроста, жизненность которых различалась заранее по внешним признакам. Процитируем одну из последних публикаций (Журавлева, 1974 : 33—34) с тем, чтобы убедиться в прямолинейности трактовок физиологических изменений, происходящих у подроста. «По наблюдениям А. В. Веретенникова и Л. Н. Бурминой (1963), Д. А. Комиссарова и Л. П. Штейнвольф (1967), Б. А. Соловьева (1970), Г. Д. Леиной (1970), В. Е. Максимова (1971), Н. П. Усовой (1971), у благонадежного подроста на вырубке при улучшении условий освещенности после рубки древостоя активизируется газообмен, изменяется пигментный состав и образуется хвоя светового типа, характеризующаяся большей водоудерживающей способностью и продуктивностью, что делает подрост устойчивым к засушливым условиям вырубки и ведет к повышению прироста. У неблагонадежного подроста (разрядка в обоих случаях наша, — *С. Д.* и *Г. Г.*) в условиях вырубки часто нарушается водный баланс, снижается оводненность хвои и ослабляется фотосинтез, в результате чего он гибнет от усыхания (Науменко, 1963; Чистяков, Леухина, Успенский, 1968; Титов, 1970)».

Некоторым исключением являются работы И. В. Катрушенко (1965а, б), убедительно показавшего пределы адаптации хвои подроста ели, поскольку методика его опытов включала перенесение одних и тех же экземпляров из леса на вырубку, и наоборот. Но в этих работах эффекты, связанные с утратой части ассимиляционного аппарата, остались вне поля зрения.

Нами были проведены специальные исследования таких эффектов у взрослых деревьев (Дыренков, 1966, 1967; Дыренков, Шергольд, 1973). Наблюдения выполнены на постоянных пробных площадях, заложенных в типичных среднетаежных разновозрастных еловых древостоях (формы переходные от *Picea abies* (L.) Karst. к *P. obovata* Ledeb.) в год их рубки (1962) и в последующие годы. Последний таксационный учет сделан в 1974 г.

Рассматриваемые в настоящей статье пробные площади расположены в Коми АССР в бассейне р. Локчим, в ельнике чернично-долгомошном [1] на торфянисто-подзолисто-глееватых супесчаных влажных почвах, подстилаемых безвалунными моренными суглинками. Древостои ели с единичной примесью березы и пихты; возраст господствующей породы 160 лет, средняя высота 14—15 м, запас 188—189 м^3/га.

После рубки на корню сохранилось 400—500 тонкомерных деревьев ели (с диаметром 8—20 см) в пересчете на 1 гектар.

При первом и очередных учетах были взяты группы модельных деревьев (не менее 5 экземпляров в группе) с диаметром на высоте груди 10—14 см, которые и сравнивались между собой по всем таксационным (биометрическим) и анатомо-физиологическим показателям. Группы моделей, согласно статистической оценке их основных биометрических пока-

---

[1] Аналогичные наблюдения со сходными результатами выполнены в древостоях ельника черничного в Архангельской области (Дыренков, 1966, 1967).

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика хвои первого года жизни у ели и содержание питательных элементов (в процентах к абсолютно сухому весу хвои)

Место и время взятия образцов	Средняя длина, мм				Средняя ширина, мм				Абсолютно сухой вес 1000 шт. хвои, г				Верхняя часть кроны			Средняя часть кроны			Нижний ярус живых ветвей		
	Т—Н	ПТ—Н	ПТ—Ср	Св—В	Т—Н	ПТ—Н	ПТ—Ср	Св—В	Т—Н	ПТ—Н	ПТ—Ср	Св—В	N	P	K	N	P	K	N	P	K
Древостой	11.0	—	13.0	11.5	0.91	—	1.01	1.25	2.12	—	2.94	3.97	1.11	0.17	0.80	1.03	0.16	0.98	1.11	1.18	1.07
Вырубка																					
1-й год	—	10.0	15.1	11.4	—	1.02	1.08	1.48	—	2.41	3.76	5.06	1.27	0.25	1.17	1.45	0.23	1.21	Побеги отмирают		
2-й год	—	13.9	14.3	12.5	—	1.03	1.07	1.19	—	2.91	3.26	4.75	0.97	0.22	0.60	1.08	0.17	0.59	»		»

Примечание. Измерения ширины сделаны по наибольшему поперечнику среза через середину хвои. /Т—Н — теневая хвоя на самых нижних ярусах ветвей; ПТ—Н — полутеневая, или переходная, хвоя на самых нижних ярусах ветвей; ПТ—Ср — полутеневая хвоя в средней части кроны; Св—В — световая хвоя в верхней части кроны; морфо-анатомические признаки хвои указанных типов описаны С. А. Дыренковым (1967).

ТАБЛИЦА 2

Содержание основных элементов питания (в процентах к абсолютно сухому весу хвои), вес 1000 штук хвои и изменение этих показателей у лучших и худших деревьев после рубки

Место и время взятия образцов	Верхняя часть кроны				Средняя часть кроны				Нижние ярусы живых ветвей			
	N	P	K	вес 1000 шт.	N	P	K	вес 1000 шт.	N	P	K	вес 1000 шт.
Лучшие деревья (потери хвои до 50% от исходной массы)												
Древостой	1.05	0.16	0.62	5.18	1.18	0.15	0.85	4.11	1.01	0.31	1.06	2.85
Вырубка												
1-й год	0.79	0.21	0.92	7.29	1.24	0.18	0.95	4.14	—	—	—	—
2-й год	1.23	0.17	0.49	7.44	1.58	0.12	0.35	3.42	—	—	—	—
Худшие деревья, потери хвои более 70% от исходной массы												
Древостой	1.11	0.21	1.04	3.99	1.12	0.21	1.16	2.64	0.98	0.43	1.29	2.28
Вырубка												
1-й год	2.01	0.36	2.18	5.75	1.92	0.35	1.87	—	—	—	—	—
2-й год	0.71	0.09	0.54	3.33	0.73	0.18	0.55	2.87	—	—	—	—

Примечание. Лучшие деревья имеют возраст 80—130 лет, протяженность живой кроны 6.3—8.0 м, линейный прирост по диаметру ствола 0.21—0.43, по высоте—15 27 см год (средние за 5 лет до рубки). Худшие деревья имеют возраст 189—203 года, протяженность кроны до 5,0 м, линейный прирост по диаметру 0,05—0,13, по высоте—5—10 см год.

зателей, вполне идентичны: при 5% уровне значимости средние величины показателей для каждой группы во время рубки (1962 г.) не выходят за доверительные интервалы соответствующих средних величин, определенных для всей совокупности моделей.

Средний возраст взятых моделей был равен 157±11 годам, средняя высота 11.6±0.6, протяженность живой части кроны 6.6±0.3 м, боковая поверхность кроны 12.3±0.5 м^2.

Более подробную характеристику объектов и методики исследований можно найти в наших более ранних публикациях (Дыренков, 1966, 1967).

Данные, приведенные в табл. 1 и 2, показывают, что в первый год после рубки и потери части хвои наблюдается довольно значительное увеличение ее размеров, повышение веса 1000 штук хвои и концентрации основных элементов питания в хвое, вновь образующейся в верхней и средней частях кроны. Это увеличение оказывается наиболее значительным у деревьев с наибольшими потерями хвои, худшими по состоянию до рубки (табл. 2). У этих деревьев на второй год после рубки происходит резкое падение веса 1000 штук хвои и концентрации элементов питания в новообразующейся хвое, что свидетельствует о наступлении общей физиологической депрессии всего организма. Худшие деревья в дальнейшем, как правило, отмирают, в то время как лучшие, у которых в первый год эффект концентрации выражен гораздо слабее, уже на второй-третий год хорошо адаптируются к новым условиям. Последующее увеличение прироста по диаметру становится заметным в нижней части ствола обычно на 3—4-й год.

Наблюдения за молодыми растениями

Результаты, аналогичные приведенным выше, получены в опытах с обрезкой побегов у молодых елей, выполненных в Австрии в провинции Каринтия (Krapfenbauer, Glatzel, 1972). В опытах по облесению высокогорий у только что пересаженных на лесокультурную площадь 5-летних елей (высота 1600 м над ур. м., несколько ниже границы леса) весной, до начала нового прироста, было произведено частичное укорачивание боковых побегов. Это привело к четко выраженному удлинению терминального побега и заметному увеличению содержания в хвое минеральных элементов питания. В дальнейшем в ходе опыта темпы роста терминального побега и концентрация минеральных элементов в хвое заметно снизились. В табл. 3 приводятся данные 5—7-летних наблюдений после пересадки и обрезки.

Вегетационный опыт с молодыми растениями

Чтобы изучить некоторые показатели, исследование которых недоступно при полевых наблюдениях, например показатели, характеризующие рост корневых систем, в Каринтии был заложен вегетационный опыт с 4-летними растениями. В вегетационные сосуды были пересажены 96 елочек (вместе с их естественным субстратом — лесной почвой — супесью средней трофности). У половины растений была произведена частичная обрезка ветвей, при которой удалено около 70% массы хвои и 18% массы побегов. В течение года в 4 срока были взяты образцы — 12 контрольных и 12 подопытных растений — и определены признаки, характеризующие рост и питание растений. Посредством периодического взвешивания вегетационных сосудов с растениями были получены данные по расходу воды. Подробнее методика этих опытов описана одним из авторов статьи (Glatzel, 1972, 1973).

В табл. 4 представлены данные о росте растений. Оказалось, что частичная обрезка побегов и в вегетационном опыте влечет за собой очень сильное усиление линейного прироста терминального и боковых побегов. Вновь образовавшиеся боковые побеги в опытном варианте значительно тяжелее, чем в контроле. По весу сухой массы хвои они превосходят контроль в несколько раз. Это весьма примечательно, так как при обрезке

ТАБЛИЦА 3

Прирост терминального побега и содержание (в %) основных минеральных элементов в хвое первого года жизни (среднее значение для 100 растений) в 1967—1973 гг. после пересадки и обрезки

Вари- анты	Прирост, см							N					P					K				
	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1967	1963	1969	1970	1971	1967	1968	1969	1970	1971	1967	1968	1969	1970	1971
Конт- роль	3.89	1.12	2.95	5.29	6.96	8.06	7.45	0.95	0.95	1.52	1.26	1.19	0.13	0.21	0.18	0.16	0.26	0.42	0.94	0.56	0.66	0.58
Опыт	6.17 *	1.52	3.11	3.59 **	5.44 *	6.73	6.55	1.15 *	1.24 *	1.23 *	1.12	1.12	0.25 **	0.20	0.17	0.15	0.17 *	0.94 **	0.98	0.68	0.68	0.53

Примечание. Здесь и в табл. 4, 5: * — значения, для которых статистическая достоверность различий с контролем установлена на 5% уровне значимости, ** — то же, при 1% уровне значимости.

ТАБЛИЦА 4

Показатели роста молодых елей в вегетационном опыте с частичной обрезкой ветвей (Каринтия, Австрия)

Вари- анты	Длина терминального побега, мм					Средняя длина одного образовавшегося бокового побега, мм					Средняя величина массы сухого вещества хвои на один образовавшийся побег, мг				
	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII
Конт- роль	—	34	65	63	65	—	26	30	31	29	—	—	41.9	63.0	51.5
Опыт	—	56**	89**	94**	99**	—	39**	52**	57**	51**	—	—	113.9**	160.0**	160.0**

Вари- анты	Общая масса сухого вещества хвои на одно растение, г					Средняя величина массы сухого вещества одного образовавшегося побега, мг					Масса сухого вещества корней одного растения, г				
	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII
Конт- роль	4.71	—	8.01	9.23	9.31	—	25.6	53.4	79.6	67.4	3.53	5.15	6.67	12.40	15.86
Опыт	1.38**	—	3.05**	2.89**	3.28**	—	68.7**	156.7**	235.4**	237.3**	3.53	5.18	6.62	7.22**	8.82**

Примечание: 10 IV — начало опыта, 13 V—11 XII — последующие сроки наблюдений.

было удалено большинство самых мощных терминальных почек боковых побегов.

При сравнении массы органического вещества, накопленного растениями в год опыта, отчетливо выявилось, что нетто-продуктивность фотосинтеза хвои подопытных растений была значительно выше, чем у контрольных. Несмотря на значительно более высокий процент удаленных тканей, прирост сухой массы у подопытных растений составил 2.68 г на 1 г хвои, в то время как в контроле он был равен лишь 2.33 г.

ТАБЛИЦА 5

Содержание минеральных элементов (в %) на абсолютно сухое вещество в хвое молодых елей в вегетационном опыте с частичной обрезкой ветвей (Каринтия, Австрия) (средние значения для 12 растений)

Варианты	Новая хвоя, N					Старая хвоя, N					Новая хвоя, P				
	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII
Контроль	—	—	1.26	1.03	1.07	1.68	1.36	1.20	1.02	0.96	—	—	0.156	0.097	0.108
Опыт	—	—	1.39**	1.44**	1.40**	1.54**	1.25**	1.17	1.17**	1.10**	—	—	0.171	0.108	0.118

Варианты	Старая хвоя, P					Новая хвоя, K					Старая хвоя, K				
	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII	10 IV	13 V	25 VI	12 VIII	11 XII
Контроль	0.184	0.120	0.093	0.079	0.086	—	—	0.35	0.34	0.44	0.42	0.17	0.17	0.25	0.41
Опыт	0.179	0.129	0.103	0.086	0.098**	—	—	0.48**	0.41**	0.54*	0.40	0.21*	0.23**	0.37**	0.50

Примечание: 10 IV — начало опыта, 13 V—11 XII — последующие сроки наблюдений.

Данные табл. 5 показывают, что старая хвоя на подопытных растениях, которая до их обрезки имела более низкое содержание минеральных элементов по сравнению с молодой хвоей, с началом опыта улучшила свое состояние по сравнению с контролем.

Измерение расхода воды показало, что в теплые летние дни без осадков подопытные растения с обрезанными побегами потребляли значительно меньше воды, чем контрольные. Вместе с тем расход воды на 1 г накопленного сухого вещества у подопытных растений был выше, чем в контроле, и нередко более чем в 2 раза.

Обсуждение

Наши исследования показали, что ель способна до некоторой степени компенсировать физиологические последствия потери части хвои. Новообразовавшиеся побеги и хвоя становятся более мощными, чем у неповрежденных деревьев. Новая хвоя и старая, сохранившаяся на дереве, оказываются в более благоприятных условиях снабжения элементами минерального питания. При этом продуктивность фотосинтеза хвои становится несколько выше, чем у неповрежденных растений. Рассмотрим подробнее отдельные стороны этого явления.

Развитие побегов у ели, как и у многих древесных пород умеренной зоны (Quercus-тип роста по: Lyr at all, 1967), продолжается более двух вегетационных сезонов. Результат этого развития зависит от комплекса внутренних и внешних факторов. Как показали недавно на примере *Pinus resinosa* Гаррет и Цаанер (Garret, Zahner, 1973), для заложения почек, которые уже содержат примордии всех хвоинок, решающими являются условия середины лета предшествующего года. При этом в год

перехода побегов к внепочечному развитию оно очень сильно зависит от водного режима дерева в фазе роста побега растяжением, а также от мобилизации резервных органических веществ. Бойер (Boyer, 1970) показал, что даже незначительного повышения сосущей силы в тканях листьев достаточно, чтобы сильно затормозить рост в фазе растяжения (см. также Zahner, 1968). Подобные эффекты иссушения сказываются сильнейшим образом при росте терминальных побегов (Garret, Zahner, 1973). Р. и М. Джарвисы (Jarvis P., M. Jarvis, 1963) сравнивали в этом отношении ель, сосну, осину и березу. Они установили, что замедление роста вследствие водного стресса у ели проявляется сильнее, чем у остальных пород.

Значение резервных веществ для пробуждения почек было исследовано многими авторами (Allen, 1964; Kozlowski, Winget, 1964; Kozlowski, Keller, 1966; Zimmermann, Brown, 1971). Деревья, имеющие короткий период быстрого роста побегов в фазе растяжения, именно в это время особенно сильно зависят от поступления органических и неорганических питательных веществ, запасенных в старой хвое и в других органах и тканях растений. Продуктов фотосинтеза и минеральных веществ, поступающих в растение в это время извне, совершенно недостаточно для того, чтобы покрыть острую потребность в них интенсивно растущих органов (Дыренков, 1967; Glatzel, 1973).

Потеря хвои, таким образом, вызывает два следствия: удаляются источники углеводов и центры активного накопления и расхода воды. Если же наряду с хвоей удаляются и почки (как это происходило при наших опытах с обрезанием побегов), то исчезают и многие центры активного потребления резервных углеводов, которые обычно образуются при пробуждении почек. Суммарное воздействие всех эффектов, вызываемых потерей хвои, к которым, вероятно, следует добавить и изменение содержания гормонов в растении (Аникеева, Минина, 1959; Rangekar, Forward, 1973), должно зависеть как от времени. характера и степени потери хвои, так и от условий внешней среды, в которых после этого оказалось дерево. Все это имеет особенно большое значение во время интенсивного роста растяжением.

В первый год после потери хвои или обрезки живых побегов вновь образовавшаяся хвоя и новые побеги были более мощными, чем у неповрежденных деревьев в контроле. Особенно велик этот эффект в опытах с обрезкой ветвей. При обрезке удаляется примерно одинаковая часть как почек, так и хвои от их исходного количества. Благодаря этому каждая из оставшихся почек в избытке обеспечена углеводами; что же касается трудностей в обеспечении водой, то растения могут отчасти бороться с ними путем маневрирования ее запасами в организме (Gürth, 1969; Havranek, Tranquillini, 1972; Lüpke, 1973).

Обнаруженное нами сильное повышение содержания элементов минерального питания в новообразующейся хвое, которое было особенно резким с увеличением потерь хвои (табл. 2), неожиданно. Каковы же причины этого эффекта концентрации?

Хвоя деревьев представляет собой основные метаболитические центры, куда направляются из корней минеральные питательные вещества. Устранение части этих центров может привести к усиленному снабжению минеральными веществами корневой системой оставшейся хвои (Дыренков, 1967).

Это возможно, конечно, в тех случаях, когда корневая система достаточно обеспечена углеводами для покрытия потребности в энергии, необходимой для поглощения минеральных веществ (Epstein, 1972).

Благодаря эффекту концентрации элементов питания во всех рассмотренных нами случаях у подопытных деревьев значительно повысилось содержание минеральных веществ в хвое, т. е. возросли те показатели, которые (в первом приближении) принято использовать для характеристики уровня их питания (Fiedler at all., 1973). Особенно интересно это в случае со старой хвоей, в которой, как известно, в нормальных условиях

содержание элементов минерального питания ниже, чем в молодой хвое (Höhne, 1963).

Мы не провели прямых определений продуктивности фотосинтеза, но на основании косвенных данных можно судить об его нетто-продуктивности (в граммах массы сухого вещества на 1 г массы хвои). В вегетационных опытах интенсивность фотосинтеза хвои у подопытных растений была значительно выше, чем у контрольных. Причиной этого может быть улучшение минерального питания и водного режима (Brix, 1962). Конечно, в этих случаях увеличение продуктивности фотосинтеза сохранившейся на растении хвои не достигло такого уровня, который мог бы компенсировать уменьшение производства растением углеводов вследствие его обрезки, поэтому у ели не происходило стимуляции роста корневой системы, начинающегося обычно по окончании роста побегов (Hoffmann, 1972). Развитие корневой системы, несомненно, зависит от притока углеводов (Stone, Jenkinson, 1970; Kozlowski, 1971).

Из-за торможения роста корневой системы в последующие годы наступило сильное уменьшение поглощения веществ и воды, поскольку эту функцию осуществляют в наибольшей степени молодые, активно растущие корни дерева (Kramer, Kozlowski, 1960, Lyr at all, 1967).

Истощились и запасы питательных веществ в старых корнях. Следствием всего этого было падение темпов роста, которое затянулось на долгие годы (табл. 3). В таких случаях возможен и летальный исход.

Эффект концентрации питательных элементов может служить примером управления процессом с использованием обратной связи в биологических системах. Речь идет о связи, обеспечивающей устойчивость организма к резкому изменению экологических условий или к биотическим повреждениям (например, к объеданию хвои). Если потери хвои не превосходят известной нормы (около 30% всей ее массы), то концентрация элементов питания в новообразовавшейся и сохранившейся на дереве старой хвое приводит к ускорению роста побегов и образованию такой массы ассимилирующих органов и к такому повышению интенсивности фотосинтеза, которые обеспечивают в последующие годы полное восстановление корреляций листового и корневого питания дерева.

Наличие в кроне хвои различных морфотипов является предпосылкой своеобразного пути регенерации при резком переходе дерева к свободному стоянию. Это — потеря теневой и части полутеневой хвои → концентрация питательных элементов в сохранившейся части кроны → → постепенное восстановление баланса корневого и кронового питания → → возобновление хорошего роста дерева. Весь этот период, называемый иногда периодом физиологической депрессии, занимает, по нашим наблюдениям, в таежной зоне от 5 до 10 лет. Необходимо подчеркнуть, что описанный механизм устойчивости не спасает особь от гибели при сильном уменьшении объема кроны и при очень резких изменениях окружающей среды. Последнее сказывается особенно сильно на ослабленных экземплярах.

Вполне вероятно, что с эффектом концентрации питательных элементов связаны особенности сексуализации вновь образующихся побегов (Аникеева, Минина, 1959) и как следствие этого — интенсивное плодоношение деревьев, оставленных на вырубках в свободном стоянии, даже тех, которые в последующие годы обречены на отмирание. Вспышка плодоношения перед отмиранием относится, конечно, уже к механизму устойчивости не особей, а ценопопуляций ели в спонтанной тайге, где локальные и катастрофические разрушения древостоев порой аналогичны по своему действию сплошной рубке.

Заключение

Данные о некоторой автономии жизнедеятельности отдельных побегов в кроне дерева требуют нового пересмотра возможностей применения результатов листового анализа с отбором образцов в верхней части кроны

(Höhne, 1963; 1964а, б, в) как для характеристики уровня питания древесного растения, так и в особенности для бонитировки лесных местообитаний (Aaltonen, 1950; Rehfluess, 1968). На это обстоятельство уже указывалось. Следует только добавить, что степень дифференциации хвои в кроне, предопределяющая размеры ее потери при оставлении после рубки некоторых деревьев, может служить хорошим диагностическим признаком их потенциальной резистентности (Дыренков, Шергольд, 1973). Прогноз выживания оставленных деревьев по их состоянию на 1—2-й год после рубки на основе измерений их морфологических показателей в сочетании с листовым анализом может быть весьма точным, что подтверждают данные 12-летних наблюдений в таежных ельниках Коми АССР.

ЛИТЕРАТУРА

Аникеева И. Д., Е. Г. Минина. (1959). О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов. Бот. ж., 44, 7. — Байдалина Н. А. (1956). Анатомо-физиологические исследования елового подроста Лисинского учебно-опытного лесхоза. Тр. Ленингр. лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 73. — Веретенников А. В., Л. Н. Бурмина. (1963). К вопросу о влиянии давности рубки на физиологические процессы подроста ели в условиях долгомошных вырубок. ДАН СССР, 148, 6. — Дыренков С. А. (1966). К вопросу об устойчивости и роли елового тонкомера на концентрированных вырубках в среднетаежных ельниках. Сб. науч.-исслед. работ по лесн. хоз., ЛенНИИЛХ, 10. — Дыренков С. А. (1967). К изучению полиморфности хвои ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) в подзоне средней тайги. Сб. науч.-исслед. работ по лесн. хоз., ЛенНИИЛХ, 11. — Дыренков С. А., О. Э. Шергольд. (1973). Рубки главного пользования в ельниках средне- и южнотаежной подзоны европейской части СССР. — Журавлева М. В. (1974). Особенности обмена веществ у подроста ели на вырубке и под пологом леса. Лесоведение, 5. — Зарецкий Л. З., А. П. Луговской. (1935). Сравнительное анатомическое изучение хвои угнетенного и нормального подроста ели. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 64, 2. — Катрушенко И. В. (1965а). О потенциальной интенсивности фотосинтеза подроста ели в различных условиях освещенности. Бот. ж., 50, 1. — Катрушенко И. В. (1965б). О фотосинтетической адаптации многолетней хвои ели *Picea abies* (L.) Karst. к свету. Бот. ж., 50, 8. — Комиссаров Д. А., Л. П. Штейнвольф. (1967). Физиологические изменения у подроста ели после вырубки древостоев. Сб. науч.-исслед. работ по лесн. хоз., ЛенНИИЛХ, 11. — Леина Г. Д. (1970). Физиология подроста ели в связи с рубками. Автореф. канд. дисс., Л. — Максимов В. Е. (1971). Физиологические особенности и рост елового подроста на лесосеках постепенных и сплошных рубок. Лесоведение, 1. — Науменко З. М. (1963). Жизнеспособность подроста ели и сохранение его при механизированных сплошных рубках. Автореф. канд. дисс., Красноярск. — Соловьев Б. А. (1970). Физиологическое состояние елового подроста предварительного возобновления при постепенных рубках. Автореф. канд. дисс., Л. — Титов Н. А. (1970). Лесоводственные свойства и анатомо-морфологические признаки различных категорий елового подроста. Автореф. канд. дисс., Свердловск. — Усова Н. П. (1971). Некоторые физиологические особенности подроста ели аянской. Лесн. хоз., 1. — Aaltonen V. T. (1950). Die Blattanalyse als Bonitierungsgrundlage des Waldbodens. Ztschr. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde. 50. — Allen R. M. (1964). Contribution of roots, stems and leaves to height growth of longleaf pine. Forest Sci., 10, 1. — Boyer S. A. (1970). Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol., 46, 2. — Burger H. (1929, 1935, 1937, 1941, 1953). Holz, Blattmenge und Zuwachs. Mitteil. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. 16, 19, 21, 22 (10), 29 (38). — Brix H. (1962). The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. Physiol. Plantarum, 15, 1. — Epstein E. (1972). Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives. — Fiedler H. J., W. Nebe, F. Hoffmann. (1973). Forstliche Pflanzenernährung und Düngung. — Garret P. W., R. Zahner. (1973). Fascicle density and needle growth responses of red pine to water supply over two seasons. Ecology, 54, 3. — Glatzel G. (1972). Auswirkung einer starken Einkürzung benadelter Zweige auf Wachstum und Mineralstoffernährung frisch verpflanzter Fichten. II. Gefässversuch. Cblt. ges. Forstwesen. 89, 1. — Glatzel G. (1973). Zur Frage des Minerastoff — und Wasserhaushalts frisch verpflanzter Fichten. Cblt. ges. Forstwesen. 90, 1. — Gürth P. (1969). Wachstum und Wasserhaushalt von Fichtenverschulpflanzen unterschiedlicher Qualität nach der Verpflanzung in das Freiland. Diss. Univ. Freiburg. — Havranek W., W. Tranquillini. (1972). Untersuchungen über den Versetzschock bei der Lärche. Wachstum und Wasserhaushalt nach dem Versetzen. Mitteil. Forstl. Versuchsanstalt. Wien, 96. — Hoffmann G. (1972). Wachstumrhytmik der Wurzeln and Sprossachsen von Forstgehölzen. Flora, 161, 3. — Höhne H. (1963). Blattanalytische Untersuchungen an jüngeren Fichtenbeständen. Arch. Forstwesen, 12, 3. — Höhne H. (1964a). Über den Einflüß des Baumalters auf das Gewicht und den

Elementengehalt 1 — bis 4-jähriger Nadeln der Fichte. Arch. Forstwesen, 13, 2. — Höhne H. (1964б). Untersuchungen über die jahreszeitlichen Veränderungen des Gewichtes und Elementengehaltes von Fichtennadeln in jüngeren Beständen des Osterzgebirges. Arch. Forstwesen, 13, 7. — Höhne H. (1964в). Der Einfluβ der soziologische Stellung der Fichte auf das Gewicht und Elementengehalt ihrer Nadeln. Arch. Forstwesen, 13, 8. — Jarvis P. G., M. S. Jarvis. (1963). The water relation of tree seedlings. IV. Some aspects of the tissue water relations and drought resistance. Physiol. Plantarum, 16, 5. — Kozlowski T. T. (1971). Growth and development of trees. — Kozlowski T. T., Th. Keller. (1966). Food relations of woody plants. Bot. Rev., 32, 2. — Kozlowski T. T., C. H. Winget. (1964). The role of reserves in leaves, branches, stems and root on soot growth of red pine. Amer. J. Bot., 51, 5. — Kramer P. J., T. T. Kozlowski. (1960). Physiology of trees. — Krapfenbauer A., G. Glatzel. (1972). Auswirkung einer starken Einkürzung benadelter Zweige auf Wachstum und Mineralstoffernährung frisch verpflanzter Fichten. I. Problemstellung und Geländeversuche. Cblt. ges. Forstwesen, 89, 1. — Lüpke B. von. (1973). Wasserhaushalt junger Fichten nach dem Verpflanzen. Forstwissensch. Cblt., 92, 3. — Lyr H., H. Polster, H.-J. Fiedler. (1967). Gehölzphysiologie. — Rangnekar P. V., D. F. Forward. (1973). Foliar nutrition and wood growth in red pine: effect of darkening and defoliation on the distribution of C^{14} pholosynthate in yong trees. Canad. J. Bot., 51, 1. — Rehfluess K. E. (1968). Zusammenhänge zwischen dem Ernährungszustand und der Bonität nordostbayerischer Tannenbestände (*Abies alba* Mill.). Forstwissensch. Cblt., 87, 5. — Stone E. C., J. L. Jenkinson (1970). Influence of soil water on root growth capacity of ponderose pine transplants. Forest. Sci., 16, 2. — Zahner R. (1968). Water deficits and growth of trees. In: T. T. Kozlowski. Water deficits and plant growth. Vol. II. — Zimmermann M. H., C. L. Brown. (1971). Trees, structure and function.

Ленинградский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства
и Высшая школа
культуры земледелия,
Вена.

Получено 3 III 1975.

SUMMARY

In these series of experiments the problem of the effect of the needles' loss and the cutting of living shoots on growth reactions and mineral nutrition regime of spruce (*Picca abies* (L.) Karst.) has been studied. The first series has been undertaken on adult natural woodstand of taiga zone (Arkhangelsk district and Komi A.S.S.R) U.S.S.R. The second was accomplished during artificial forestration of high mountains by means of planting, 5-year-old spruce trees (Karintia, Austria). The third were vegetational experiments with 4-year-old plants (Vienna, Austria). The investigations have shown that spruce is capable of partial compensation of the loss of assimilating apparatus due to the increase of growth of shoots and needle primordia already initiated in buds and significantly improve the needle nutrition with mineral substances due to the effect of concentration. Possible reasons of this effect are discussed. The loss of needles or needles living shoots being too significant, the increased productivity of remaining and newly formed needles is insufficient for compensation of the hydrocarbon balance. It is for this reason that the growth of the root system cannot take place on the necessary scale which combined with hydrocarbon deficiency leads to multiannual depression of growth and often to lethal outcome.

УДК 581.84 : 581.45 : 587.11

Н. С. Воронин, С. Н. Воронин, Р. А. Воронина

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГИДАТОД НА ЛИСТЬЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *CRASSULA*

N. S. VORONIN, S. N. VORONIN, R. A. VORONINA. DISTRIBUTION OF HYDATHODES ON LEAVES OF SOME SPECIES OF THE GENUS *CRASSULA*

Изучено строение гидатод на листьях 11 видов *Crassula*. *C. spathulata* и *C. lycopodioides* обладают только маргинальными гидатодами. Предполагается, что такое расположение гидатод, характерное для подавляющего числа двудольных, было исходным в эволюции рода *Crassula*. У *C. portulacea*, *C. arborescens*, *C. cordata*, *C. schmidtii*, *C. cooperi* и *C. socialis* отмечены более или менее многочисленные гидатоды на адаксиальной стороне листьев; у *C. tecta* и *C. falcata* гидатоды распределены равномерно со всех сторон; у *C. hemisphaerica* гидатоды имеются только на нижней стороне листьев. Распределение гидатод сопоставлено с условиями водоснабжения в Южной Африке (сухость почвы, скудные дожди, но высокая влажность воздуха и конденсация влаги в виде росы). Предположено, что одна из функций гидатод у *Crassula* состоит в поглощении влаги, оседающей из воздуха. Выполнение этой функции листьями, отличающимися у разных видов по форме и положению на побеге, обусловило различные картины распределения гидатод.

Гидатоды представляют собою структуры, приспособленные, как принято считать, к выделению капельно-жидкой воды и растворенных в ней веществ. Наиболее сложные гидатоды обладают эпитемой, проводящими тканями, связанными с проводящими тканями листа, и обкладкой; в участке эпидермы, принадлежащем гидатоде, имеются водяные устьица, несколько отличающиеся от обычных устьиц.

Строение и функции гидатод усиленно изучались в конце XIX и начале нынешнего века (Haberlandt, 1909), но в последние десятилетия привлекали внимание лишь сравнительно немногих анатомов и физиологов (Kean, 1924, цит. по: Rost, 1969; Schmidt, 1930; Ziegenspeck, 1949; Belin-Depoux, 1969; Rost, 1969; Смирнова, 1973; Lersten, Peterson, 1974; Sastre, Guédés, 1974, и некоторые другие). Между тем еще очень многое остается неясным или спорным. Нельзя считать разработанным вопрос об эволюционном и таксономическом значении гидатод, несмотря на наличие важной сводки Цигеншпека (1949), интересной статьи Я. И. Проханова (1965) и статьи Е. С. Смирновой (1973). Сведения о гидатодах в сводках Золередера (Solereder, 1899), Меткафа и Чока (Metcalfe, Chalk, 1950) также неполны.

Ряд данных, в частности большая устойчивость строения и распределения гидатод, позволяет предполагать, что роль их в физиологической и морфологической эволюции растений была немаловажной и, следовательно, гидатоды должны стать объектом эволюционной анатомии.

В этом отношении оказалось очень интересным изучение гидатод в сем. *Crassulaceae*, особенно в роде *Crassula*. Виды этого рода привлекли наше внимание тем, что у них гидатоды выражены очень хорошо и их размещение на листьях сильно отличается у разных видов.

Материал и методы исследования

Были изучены следующие виды: *Crassula portulacea* Lam., *C. arborescens* (Mill.) Willd., *C. cordata* Thunb., *C. socialis* Schoenl., *C. schmidtii*

Regel, *C. cooperi* Regel, *C. spathulata* Thunb., *C. lycopodioides* Lam., *C. falcata* Wendl., *C. tecta* Thunb., *C. hemisphaerica* Thunb.

Кроме того, были просмотрены некоторые виды из родов *Sedum*, *Bryophyllum*, *Echeveria*, *Adromischus* и *Pachyphytum*.

Материал был получен из оранжерей Главного ботанического сада АН СССР в Москве и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.[1] Были также изучены толстянки, выращиваемые в ботанической лаборатории Калужского педагогического института им. К. Э. Циолковского.

У некоторых видов были изучены лишь 1—2 листа; другие виды исследованы достаточно подробно.

Срезы через листья различного возраста делали бритвой от руки. Молодые побеги *C. portulacea* и *C. lycopodioides* заливали в парафин по обычной методике и на серии микротомных срезов изучали ранние этапы гистогенеза. У *C. spathulata* размещение гидатод изучали на листьях, просветленных в растворе хлоралгидрата.

Результаты исследования

Представление о разнообразии структур у изученных видов толстянок может дать описание четырех видов. Начнем с наиболее изученного вида.

Crassula portulacea (рис. 1, *1—6*). Этот вид очень обычен в комнатной культуре. На верхней стороне листа заметны многочисленные углубления. Поперечный срез обнаруживает, что каждому углублению соответствует гидатода. Она содержит окончание проводящего пучка с элементами флоэмы и трахеидами, образующими характерную «кисточку». Между окончаниями трахеид и эпидермой лежит эпитема, наружные слои которой имеют небольшие межклетники. Над эпитемой в эпидерме расположены 7—12 водяных устьиц. Оболочки клеток эпидермы над эпитемой тоньше, чем у основных клеток эпидермы. Вся гидатода вместе с подходящим к ней проводящим пучком отграничена от мезофилла четко выраженной обкладкой из плотно сомкнутых между собою клеток с дубильными веществами и антоцианами. Обкладка примыкает к хорошо выраженной гиподерме, также содержащей дубильные вещества и антоцианы.

Кроме этих гидатод, которые можно назвать адаксиальными, на краю листа находятся пары гидатод, которые назовем маргинальными. В каждой паре одна гидатода направлена к верхней, а другая — к нижней стороне листа (рис. 1, *1*), причем они связаны общим проводящим пучком и несколько отличаются по форме и величине от адаксиальных гидатод. На листе средней величины было обнаружено 408 адаксиальных гидатод, что составило примерно 1.44 гидатоды на 1 мм^2 (рис. 1, *4*).

Весьма своеобразно развитие листьев. Какие-либо защитные чешуи на верхушке побега отсутствуют. Верхушечная меристема побега и зачатки листьев спрятаны внутри оснований более старой пары листьев. Эти основания образуют трубку и сомкнуты над плоско сложенными между собою зачатками листьев. При этом апикальная меристема побега имеет двойную защиту. Увеличиваясь в размерах, молодые листья раздвигают основания предыдущей пары и выходят наружу (рис. 1, *2—3*). Вслед за выдвижением молодые листья отклоняются друг от друга, начиная с кончиков, и постепенно занимают горизонтальное положение.

Развитие тканей листа имеет ярко выраженный базипетальный характер. В то время, когда на кончике листа ткани уже сформированы, около основания они еще полностью меристематичны и интеркалярный рост листа продолжается довольно долго.

В своем развитии гидатоды сильно опережают прочие структуры листа. Кроме того, их развитие идет как бы двумя волнами: очень рано, еще в полностью закрытом зачатке листа, формируются (и, по-видимому,

---

[1] За любезное содействие в получении материала приносим глубокую благодарность сотрудникам названных учреждений, и прежде всего Е. С. Смирновой.

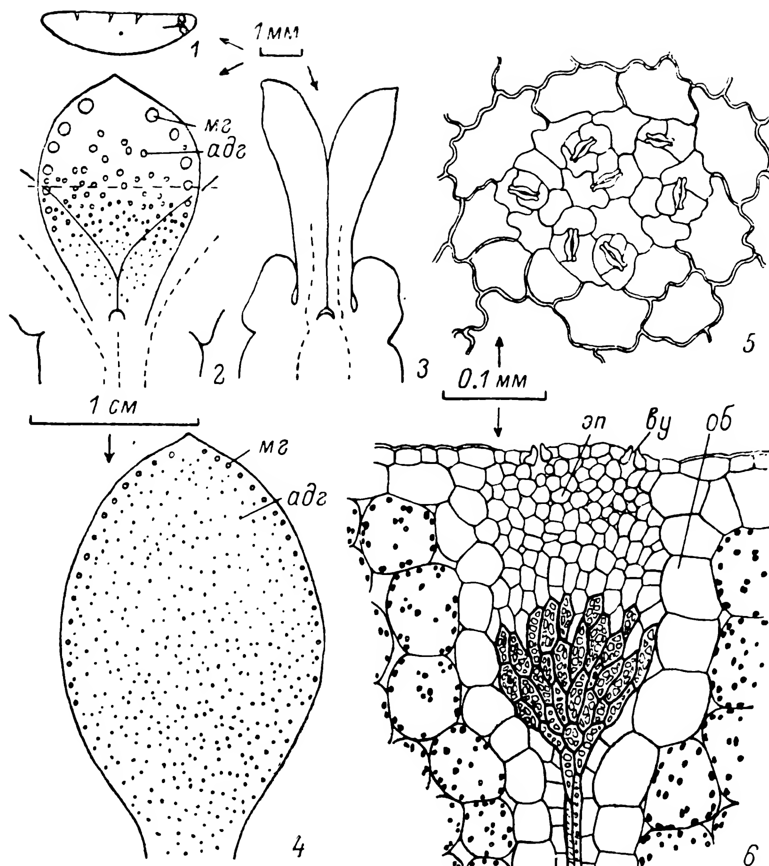


Рис. 1. *Crassula portulacea.*

1 — молодой лист с зачатками трех адаксиальных и парой маргинальных гидатод (поперечный срез); *2*, *3* — апекс побега на двух взаимно перпендикулярных продольных срезах; *горизонтальная штриховая линия* — уровень расхождения листьев; *4* — распределение гидатод на верхней стороне взрослого листа; *5*, *6* — адаксиальная гидатода (вид с поверхности и на поперечном срезе). Обозначения ко всем рисункам: *адг* — адаксиальная гидатода; *ву* — водяное устьице; *гп* — гиподерма; *мг* — маргинальная гидатода; *об* — обкладка; *пкл* — пузыревидная клетка; *пп* — проводящий пучок; *эп* — эпитема.

достигают функциональной зрелости) маргинальные гидатоды, расположенные на самой верхушке листового зачатка. Потом формируются в базипетальном направлении остальные маргинальные гидатоды. После того как кончики молодых листьев, выдвинувшихся из сросшихся оснований предыдущей пары листьев, отклонятся друг от друга (рис. 1, *2*, *3*), созревают адаксиальные гидатоды, и их дальнейшее формирование также идет базипетально. Зачатки адаксиальных гидатод можно обнаружить очень рано. Их устьица формируются значительно раньше обычных устьиц листа.

Отметим еще одну замечательную особенность. Проводящие пучки ветвятся в плоскости листовой пластинки, а их последние ответвления поворачивают косо вверх и заканчиваются в гидатодах, так что образуется система пучков, расположенная в трехмерном пространстве. На эту особенность проводящей системы листа *Crassula argentea* Thunb. (*C. portulacea* Lam.) указывает Рост (Rost, 1969).

Сходное расположение гидатод отмечено нами у *C. arborescens*, *C. cordata*, *C. schmidtii*, *C. cooperi*, *C. socialis*.

Crassula spathulata (рис. 2, *1—3*). У этого вида на листьях развиты только маргинальные гидатоды, обращенные слегка к верхней стороне листа и лежащие в небольших выемках, отчего край листа кажется городчатым. Просветление в хлоралгидрате позволяет установить связь гидатод с системой проводящих пучков листа.

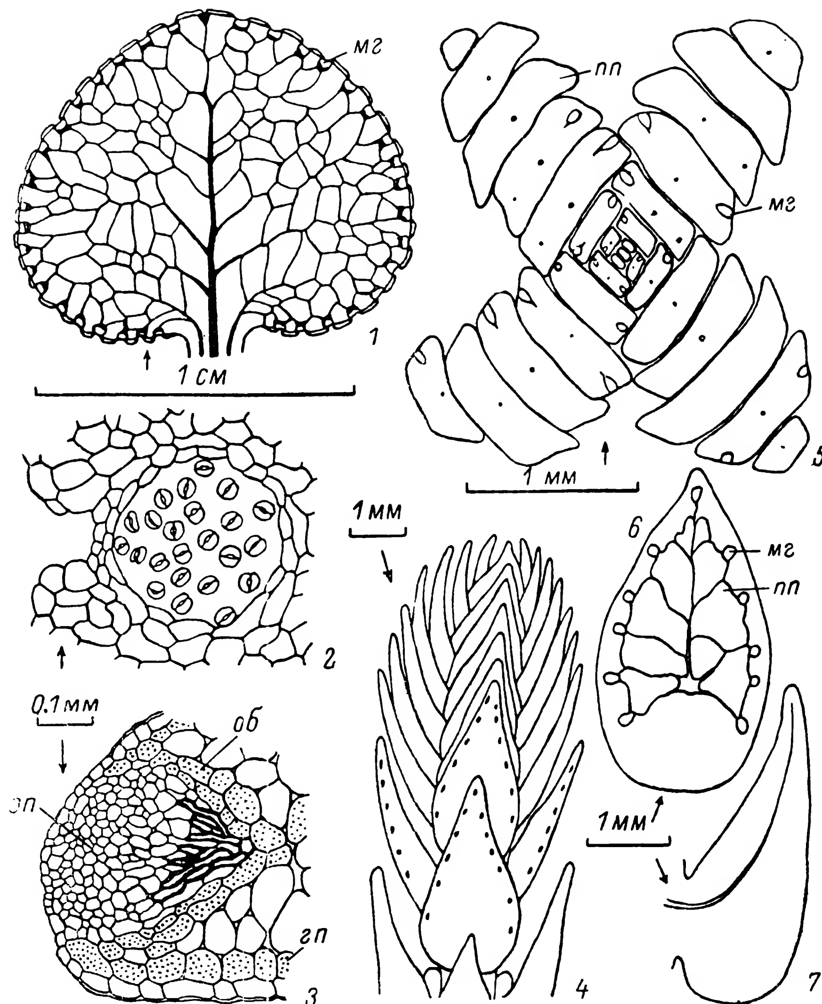


Рис. 2. *Crassula spathulata* (*1—3*) и *Crassula lycopodioides* (*4—7*).

1 — лист с системой проводящих пучков и гидатодами; *2*, *3* — гидатоды (вид сверху и на поперечном срезе листа); *4* — побег, на четырех листьях показаны гидатоды; *5* — поперечный срез побега на уровне конуса нарастания, показано заложение прокамбиальных пучков и маргинальных гидатод; *6* — лист с системой гидатод и проводящих пучков; *7* — аксиальный срез листа.

Crassula lycopodioides (рис. 2, *4—7*). Накрест супротивно расположенные листья сближены на верхушке побега и плотно прикрывают апекс. На каждом листе гидатоды расположены маргинально, но повернуты слегка к его нижней стороне. Гидатоды связаны с проводящей системой листа. На серии микротомных срезов, проведенных поперек побега, можно проследить последовательность развития гидатод и всех тканей листа. Гидатоды возникают чрезвычайно рано и видны уже во второй паре листовых зачатков (считая от конуса нарастания), в то время как прокамбиальные пучки и протодерма едва различимы.

Каждая гидатода, в отличие от ранее рассмотренных, имеет лишь по одному крупному водяному устьицу.

Структурная дифференциация гидатод, по-видимому, заканчивается к тому моменту, когда они получают доступ во внешнюю среду, т. е. в шестой-седьмой паре листьев (считая от конуса нарастания).

Crassula tecta (рис. 3, *1—5*). Этот вид имеет очень оригинально построенную эпидерму, похожую на ту, которая неоднократно воспроизводилась в ботанических руководствах для *Crassula* (*Rochea*) *falcata* (см., например, Кернер фон Марилаун, 1899 : 317; Раздорский, 1949 : 411). Часть эпидермальных клеток разрастается пузыревидно, и эти клетки

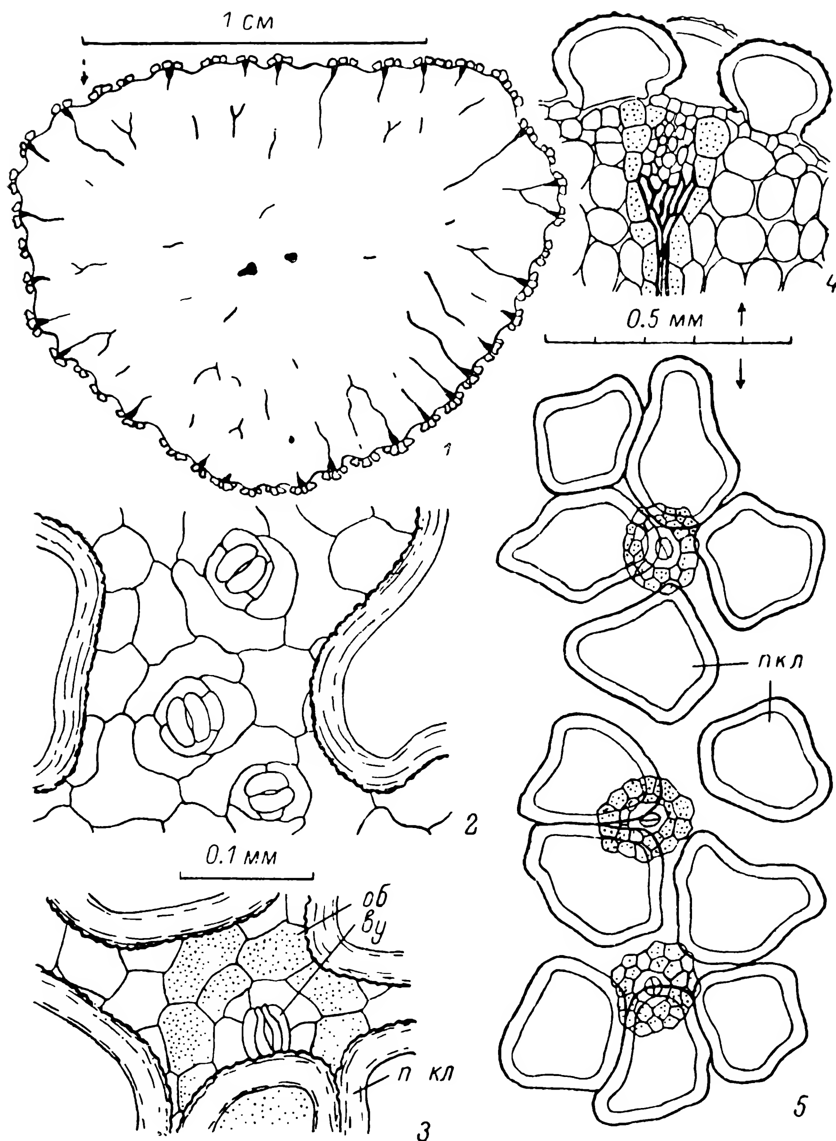


Рис. 3. *Crassula tecta*.

1 — поперечный срез через лист; 2 — эпидерма с обычными устьицами в пониженных участках (между пузыревидными клетками); 3 — гидатода с водяным устьицем и обкладкой внутри группы пузыревидных клеток; 4, 5 — гидатоды и пузыревидные клетки на поперечном срезе и с поверхности.

смыкаются (или почти смыкаются) между собою. Отличительная черта *C. tecta* состоит в том, что пузыревидные клетки располагаются группами по 3—5 и эти группы в свою очередь собраны в полоски, идущие со всех сторон листа в продольном направлении. Толстый вальковатый лист имеет на поперечном разрезе округло-треугольное очертание.

Парадермальные срезы показывают, что внутри группы пузыревидных клеток лежит одна гидатода, снабженная единственным водяным устьицем и хорошо выраженной обкладкой из окрашенных клеток.

В ложбинках между возвышениями, покрытыми пузыревидными клетками, эпидерма содержит обычные устьица.

Crassula hemisphaerica отличается от всех описанных видов тем, что у нее гидатоды размещены на абаксиальной, т. е. морфологически нижней стороне листьев. К ним отходят проводящие пучки, образуя трехмерную систему.

Обсуждение результатов

У всех изученных нами видов *Crassula* структура гидатод почти одинакова, варьируют лишь число и величина водяных устьиц. Вместе с тем обращает на себя внимание исключительное разнообразие в распределении гидатод. Чтобы в полной мере оценить степень этого разнообразия, вспомним, что у подавляющего большинства растений гидатоды расположены по краю листа или на его окончании. Отступления от этого типичного расположения немногочисленны. В литературе можно найти немногие упоминания об адаксиальном расположении гидатод. Для видов *Crassula* такое расположение отмечает де Бари (De Bary, 1877 : 56, 393). Габерландт (1909) отмечает его для тутовых и крапивных. Эти данные вошли в сводки Золередера (1899), Меткафа и Чока (1950). Лерстен и Петерсон (Lersten, Peterson, 1974) подтвердили наличие адаксиальных гидатод на листьях *Ficus*, а Састр и Гедэ (Sastre, Guédés, 1974) описали такие же гидатоды у *Sauvagesia erecta* L. из сем. *Ochnaceae*. Рост (1969), как указано выше, тщательно изучил строение гидатод и их связь с проводящими пучками у *Crassula argentea*. Он нашел, что у этого вида в листовой пластинке проводящие пучки, разветвляясь, уже более не анастомозируют друг с другом, а их окончания поворачивают к адаксиальной стороне листа, и каждое ответвление заканчивается в гидатоде. Как указано выше, наши данные подтверждают наблюдения Роста. Смирнова (1973) подробно изучила различные картины распределения гидатод у 18 видов *Crassula* и использовала их в качестве таксономических признаков.

Обоснованное объяснение отмеченного разнообразия в распределении гидатод, несомненно, может быть дано только после специального исследования достаточно большого числа видов *Crassula* в очаге видообразования, т. е. в Южной Африке. Однако мы полагаем, что некоторые интересные выводы можно сделать даже на основании анализа того ограниченного материала, которым мы располагали в нашей работе, если описанные анатомические структуры сопоставить с морфологией побегов и с данными по систематике, географии и экологии.

Сем. *Crassulaceae* насчитывает около 35 родов и более 1450 видов (Тахтаджян, 1966). Центры его видообразования находятся в Южной Африке, Центральной и Южной Америке и в Средиземноморье. Толстянковые отличаются своеобразной структурой и не менее своеобразными чертами физиологии. Они особенно распространены в аридных районах, на бедных и сухих каменистых почвах с малым содержанием солей.

Важно отметить, что гидатоды хорошо развиты в родах южноафриканского происхождения (например, у *Crassula*, *Rochea*, *Bryophyllum*), тогда как в американских и средиземноморских родах (например, *Sedum*, *Echeveria*, *Aeonium*, *Pachyphytum*, *Monanthes*) гидатод нет или они очень немногочисленны и плохо выражены.

Насколько можно заключить из очень отрывочных данных, наибольшего развития гидатоды достигают в роде *Crassula*, виды которого обитают почти исключительно в Южной Африке. Этот род насчитывает около 300 видов (Engler, 1964) и отличается поразительным разнообразием форм.

Способность гидатод *Crassula* к гуттации несомненна. Нам удалось наблюдать гуттацию на очень молодых листьях *C. arborescens*. Однако признание за гидатодами лишь одной функции выделения никак не помогает выяснить, почему же у видов *Crassula* столь различно распределение гидатод.

Ответ на этот вопрос, как нам кажется, можно получить, если допустить, что гидатоды в определенных условиях могут выполнять дополнительную функцию поглощения веществ, попадающих на листья извне. Вообще ряд авторов допускал и возможность поглощения веществ листьями через гидатоды (Кернер фон Марилаун, 1899; Haberlandt, 1909; Berger, 1930; Metcalfe, Chalk, 1950). Однако этой функции обычно не придается сколько-нибудь широкого значения. Между тем она, как нам кажется, играла существенную роль в морфологической эволюции видов

Crassula. Допущение, что гидатоды на листьях *Crassula* способны поглощать влагу, оседающую из воздуха, становится более вероятным, если сопоставить климатические особенности Южной Африки с морфологией побегов у различных видов этого рода и распределением на листьях гидатод. Своеобразие климата Южной Африки заключается в том, что сухость почвы и небольшое количество осадков в виде дождей сочетаются с высокой влажностью воздуха, при которой атмосферная влага часто конденсируется на поверхности растений в виде росы (Вульф, 1944 : 469; Вальтер, 1974 : 158).

У изученных видов толстянок гидатоды расположены так, что могут утилизировать влагу, оседающую на листья в виде росы. У видов с горизонтально простертыми листьями гидатоды размещены на верхней стороне (*C. portulacea*, *C. arborescens*, *C. schmidtii*, *C. cordata*, *C. cooperi*, *C. socialis*). У *C. tecta* листья расположены почти вертикально (см. фотографию — Jacobsen, 1970, табл. 48), и соответственно этому гидатоды расположены со всех сторон листа; при этом пузыревидные клетки создают капиллярные пространства, способствующие задержанию стекающей воды и всасыванию ее водяными устьицами. Побеги *C. lycopodioides* растут вертикально, а водяные устьица расположены так, что могут всасывать воду, стекающую между вертикальными рядами листьев.

Наконец, *C. hemisphaerica* образует шаровидные розетки из плотно сомкнутых листьев, причем абаксиальная сторона листьев повернута наружу (см. Jacobsen, 1970, табл. 43). Как раз на абаксиальной стороне листьев у этого вида расположены гидатоды.

Несколько по-иному следует оценить исключительно маргинальное расположение гидатод у *C. spathulata*. Можно думать, что такое расположение, характерное для громадного большинства двудольных, было исходным в эволюции *Crassula*, а по мере того как у гидатод усиливалась всасывающая функция, происходило их перемещение в соответствии с характером побегов и положением листьев. Это предположение в некоторой степени подтверждается тем, что изученные виды с маргинальными гидатодами принадлежат к более примитивным секциям рода: *C. lycopodioides* — к секции *Tillaeoideae*, а *C. spathulata* — к секции *Stellatae* (Jacobsen, 1970).

Если принять изложенную точку зрения, то делается понятным, почему у толстянковых американского и средиземноморского происхождения, у которых эволюция протекала в условиях высокой сухости воздуха, нет такого необычного распределения гидатод, как у южноафриканских видов.

В связи со сказанным интересно отметить, что пустыня Намиб, в которой растет вельвичия, представляет собою одну из наиболее бедных дождевыми осадками областей земного шара, но отличается высокой влажностью воздуха (Вульф, 1944 : 476). Е. В. Вульф считает, что вельвичия могла дожить до наших дней только благодаря этой высокой влажности воздуха. В последнее время Батлер, Борнмен и Иверт (Butler at all, 1973) выяснили, что корневая система у проростка вельвичии слабо развита, а основной запас влаги в растении способны создавать семядоли, всасывая через устьица капельки, осаждающиеся при конденсации тумана.

Заслуживает внимания факт очень раннего формирования гидатод по сравнению с прочими структурами листа. По-видимому, гидатоды вообще начинают функционировать очень рано. Шмидт (Schmidt, 1930) показала, что у *Saxifraga* гуттация находится в тесной зависимости от возраста листа. Каждая гидатода способна к гуттации только на определенной, ранней ступени своего развития; поэтому гуттация с увеличением возраста листа перемещается от его верхушки к основанию. Белен-Депу (Belin-Depoux, 1969) связывает способность к гуттации с тем, что эпитема сохраняет характер меристемы.

Причины ранней гуттации неясны. Кроме обычно принимаемой основной функции выведения из растения излишних веществ, возможна

и такая функция, как защита молодых тканей побега от иссушения посредством выделения воды. Не исключено образование в гидатодах физиологически активных веществ, используемых на ранних ступенях гистогенеза и органогенеза.

Итак, гидатоды, по-видимому, представляют собою многофункциональные структуры. Однако наши знания о них еще крайне ограниченны. Нет ясного представления о строении и физиологии гидатод, об их экологическом значении и путях эволюции. Нам представляется, что наиболее плодотворным будет такое исследование, при котором сочетались бы все эти аспекты. Желательно широкое сопоставление гидатод у большого числа систематических групп, в разных эволюционных ветвях и в различных экологических условиях. Однако предварительно необходимо уточнить типологию гидатод, основанную на изучении функций. В этом плане особенно интересными обещают быть исследования гидатод с помощью электронного микроскопа.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер Г. (1974). Растительность земного шара, 2. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Кернер фон Марилаун А. (1899). Жизнь растений, 1. — Проханов Я. И. (1965). Возникновение двудольных многолетних трав. В кн.: Проблемы филогении растений. М. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Смирнова Е. С. (1973). Новый таксономический признак для определения видов рода *Crassula*. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 88. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Belin-Depoux M. (1969). Contribution à l'etude des hydathodes. Rev. géner. bot., 76. — Berger A. (1930). *Crassulaceae*. In: Engler. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 18a. — Butler V., Ch. Bornman, R. Evert. (1973). *Welwitschia mirabilis*: morphology of the seedling. Bot. Gaz., 134, 1. — De Bary A. (1877). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Aufl. — Haberlandt G. (1909). Physiologische Pflanzenanatomie. 4 Aufl. — Jacobsen H. (1970). Sukkulentenlexikon. — Kean Ch. J. (1924). The morphology and physiology of the leaves of some *Crassulaceae*. Transact. bot. soc. Edinb., 29. — Lersten N. R., W. H. Peterson. (1974). Anatomy of hydathodes and pigment disks in leaves of *Ficus diversifolia* (*Moraceae*). Bot. J. Linnean Soc., 68, 2 (по: Реферат. журн. Ботаника. 1975, 1). — Metcalfe C. R., L. Chalk. (1950). Anatomy of the dicotyledones. — Rost Th. L. (1969). Vascular patterns in leaves of *Crassula argentea* (*Crassulaceae*). Bot. Gaz., 130, 4. — Sastre C., M. Guédés. (1974). Les hydathodes á épitheme chlorophyllien de *Sauvagesia erecta* L. (Ochnacées). Compt. rend. Acad. sci. D 279, 1. — Schmidt H. (1930). Zur Funktion der Hydathoden von *Saxifraga*. Planta, 10. — Solereder H. (1899). Systematische Pflanzenanatomie der Dikotyledonen. — Ziegenspeck H. (1949). Zur Phylogenie der Hydathoden. Phyton, 1, 2—4.

Калужский государственный
педагогический институт.

Получено 10 IV 1975.

SUMMARY

In the course of a comparative investigation of 11 species of *Crassula*, different types of distribution of hydathodes on the leaves have been established. *Crassula spathulata* and *C. lycopodioides* have the marginal hydathodes only. This type of hydathodes distribution is supposed to be more primitive in the evolution of *Crassula*. Some species *Crassula portulacea*, *C. arborescens*, *C. cordata*, *C. schmidtii*, *C. cooperi*, *C. socialis*) have adaxial hydathodes. In *C. tecta* and *C. falcata* hydathodes are distributed along all sides of the leaves. These different types of hydathode positions are compared with environmental conditions of South Africa and with the morphology of leaves. The role of hydathodes in absorption of atmospheric water is discussed.

УДК 576.744 : 577.95 : 581.45 : 581.817 : 581.446.2 : 582.734

Т. А. Федотова

КОРРЕЛЯЦИИ В РАЗВИТИИ ЛИСТЬЕВ И ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАМБИЯ КОРНЕВИЩА ЗИМНЕЗЕЛЕНОГО РАСТЕНИЯ *POTENTILLA ALBA* L. (*ROSACEAE*)

T. A. FEDOTOVA. CORRELATION BETWEEN THE DEVELOPMENT OF LEAVES AND THE ACTIVITY OF RHIZOME CAMBIUM IN WINTER-GREEN PLANT *POTENTILLA ALBA* L. (*ROSACEAE*)

В результате анатомического изучения зимнезеленого растения *Potentilla alba* обнаружена непрерывность деятельности камбия в корневище в течение всего года, которая коррелирует с круглогодичным функционированием листьев двух генераций. Розеточные листья образуются весной и осенью и сменяют друг друга по мере моноподиального нарастания корневища. Жизнедеятельность листьев весенней генерации стимулирует интенсивную камбиальную деятельность в оси корневища и формирование древесины. Развитие осенних листьев в течение осени и зимы едва поддерживает камбиальную активность и процесс формирования древесины. Образование ранней древесины коррелирует не только с весенним развитием листьев, заложившихся в предшествующем году, но и с заложением на апексе побега зачатков листьев осенней генерации и их пазушных генеративных почек; этот процесс сопровождается постепенным уменьшением ширины камбиальной зоны, так как скорость дифференциации проводящих элементов преобладает над скоростью деления камбиальных инициалей. Формирование поздней древесины коррелирует с заложением и развитием на апексе зачатков листьев весенней генерации следующего года и заложением в их пазухах вегетативных почек, а также с развертыванием и зимней вегетацией зеленых листьев осенней генерации; для периода образования поздней древесины характерно постоянство ширины камбиальной зоны, что свидетельствует об уравнивании скоростей процесса дифференциации проводящих элементов и процесса деления камбиальных инициалей.

Иост (Jost, 1891, 1893, Иост, 1914) одним из первых выдвинул представление о связи развития листьев с формированием древесины. На примере некоторых древесных видов он показал зависимость между началом деятельности камбия, распусканием почек и ростом кроны. Иост (1914 : 599) писал: «Несомненна во всяком случае целесообразность этих двух явлений, так как образование листвы приводит к значительному повышению испарения, а чтобы покрыть его, необходимы и соответственно должны быть увеличены проводящие пути».

Эта связь объясняется наличием в распускающихся почках фитогормонов, стимулирующих деление меристематических клеток как в самой почке, так и в камбии, куда они попадают, передвигаясь по клеткам тканей и способствуя дифференциации производных камбия в постоянные элементы проводящих тканей (Jost, 1893; Иост, 1914; Priestley, 1930; Avery at all, 1937; Максимов, 1941; Зёдинг, 1955; Wareing et all, 1962; Larson, 1962; Wort, 1962; Reinders-Grouwentak, 1965; Кефели, 1973, и др.).

Мысль о связи развития и жизнедеятельности листьев, клеточных делений в камбии и образовании вторичных проводящих тканей многократно подтверждалась исследованиями Костера (Coster, 1927), Ф. Н. Харитоновича (1934), Ладефогеда (Ladefoged, 1952), В. Е. Вихрова (1954), И. А. Грудзинской (1957, 1962), Э. Д. Лобжанидзе (1958), Г. Б. Кедрова (1961, 1963), В. К. Василевской (1962) и др.

Основное внимание обычно уделялось началу деятельности камбия, которое связывалось с распусканием почек и образованием древесины. При этом считалось, как правило, что начало деятельности камбия совпадает с началом процесса дифференциации элементов ранней древесины. Однако имеется очень мало детальных морфолого-анатомических исследований развития листьев от возникновения их в виде зачатков на апексе до полного отмирания в связи с деятельностью камбия в оси побега, сопровождающейся постепенным формированием древесины. Имеющиеся литературные сведения отрывочны и обычно охватывают только весенне-летний период наблюдений. Корреляции между началом деления камбиальных инициалей и началом дифференциации их производных. формированием ранней и поздней древесины годичного кольца и определенными этапами в развитии листьев многими исследователями объясняются по-разному.

По Иосту (Jost, 1893), весной, в период развертывания листьев, формируется весенняя древесина, которая состоит из разнообразных клеточных элементов. Позднее, когда на апексе побега закладываются зачатки листьев и боковых почек, образуется поздняя древесина годичного кольца, характеризующаяся однообразием клеточных элементов. Как показали исследования Пристли (Priestley, 1930), Харитоновича (1934), Вихрова (1954) и других, после периода покоя камбиальная деятельность у дуба начинается еще до раскрывания почек. По их мнению, уже эмбриональное развитие листьев (их заложение и рост в почках) вызывает образование сосудов ранней древесины. Таким образом, у дуба ко времени раскрывания почек уже имеются новые проводящие элементы в стебле (стволе). У подавляющего большинства древесных пород, произрастающих в окрестностях Воронежа, В. Г. Овсянников (1941) обнаружил деятельность камбия только после распускания листьев.

По данным Лобжанидзе (1958), у древесных пород Грузии деятельность камбия в стволах и ветках также тесно связана с распусканием почек и ростом листьев, но различна у отдельных видов. Так, у хвойных начало деятельности камбия совпадает с моментом появления молодой хвои. У деревьев и кустарников с рассеяннососудистой древесиной камбий начинает функционировать только после того, как листья распустятся и достигнут более или менее значительной величины. Начало камбиальной деятельности у кольцесосудистых пород на несколько дней опережает распускание почек.

Кедров (1961) обнаружил, что у ясеня обыкновенного в насаждениях 60—70-летнего возраста новый прирост древесины появляется за несколько дней до начала раскрывания почек. Грудзинская (1962) считает, что развитие и жизнедеятельность листьев всегда приводят к формированию тех или иных элементов древесины. Развертывание и рост зачатков листьев вызывает формирование сосудов ранней древесины. Взрослые ассимилирующие листья способствуют формированию поздней древесины. Эта точка зрения, как указывает автор, является самой распространенной. Полученные ею данные о деятельности камбия у дуба убедительно показывают, что образование сосудов во внешних слоях поздней древесины, формирующейся после окончания роста листьев, можно связать с возникновением в этот период листовых зачатков в почках.

Таким образом, по литературным данным, начало камбиальной деятельности у растений, произрастающих в умеренном климате, всегда стимулируется весенним развитием новых листьев. Весной, после периода покоя, возобновление деятельности камбия может как предшествовать развертыванию и росту листьев, так и наступать одновременно с распусканием листьев или после него. Следует обратить внимание на то, что за начало деятельности камбия, как правило, принимается образование первых сосудов ранней древесины, а не первые после периода покоя деления инициалей, что более точно.

Надо отметить, что все наблюдения, касающиеся корреляций между развитием листьев, деятельностью камбия и процессами образования древесины оси побега, были проведены исключительно на древесных породах, в основном на дубе и сосне. Специальное изучение такого рода корреляций у травянистых растений не проводилось. Однако недавно в работе И. С. Михайловской и В. Л. Тихоновой (1971) было обнаружено формирование годичных колец в корневище *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. и показана возможность определения по этому признаку абсолютного возраста особей. Между развитием листьев и формированием древесины годичного кольца отмечена следующая корреляция. Основная группа водопроводящих элементов у этого вида закладывается камбием не весной, в начале годичного слоя, а осенью как типичная осенняя древесина, что совпадает с развитием на корневище осенне-зимней генерации розеточных листьев. Возникшие новые проводящие элементы окончательно формируются и одревесневают зимой и ранней весной начинают функционировать. Весной же, в первую половину вегетационного периода, одновременно с развитием весенних листьев камбий быстро формирует разрозненные сосуды ранней древесины годичного кольца. Исследование Михайловской и Тихоновой показывает, что в развитии листьев, деятельности камбия и в формировании древесины у травянистого растения есть целый ряд отличий от древесных растений. Эта работа и явилась стимулом для настоящего исследования. Мы поставили задачу изучить закономерности сезонной деятельности камбия в корневище травянистого зимнезеленого многолетнего растения *Potentilla alba* L., у которого в течение года образуются две генерации листьев. В процессе деятельности камбия необходимо было выявить 1) характер вторичного роста корневища, 2) роль листьев весенней и осенней генерации в стимуляции деятельности камбия и формировании внутренней структуры корневища, 3) время образования ранней и поздней древесины.

Особенностью *P. alba*, как и многих других растений сем. *Rosaceae*, является моноподиально нарастающее корневище эпигеогенного происхождения, имеющее в течение года короткий прирост (1—2 см). В первый год жизни растения молодое корневище развивается надземно, из полегающего гипокотиля, и несет розетку зеленых ассимилирующих листьев. На второй год в узлах корневища образуются придаточные корни, которые постепенно втягивают его в субстрат, где в течение всей остальной жизни оно функционирует под землей на глубине 10—15 см.

Изучение ряда морфологических и анатомических признаков дает основание предположить, что подземный период жизни корневища *P. alba* продолжается не менее 20 лет (Федотова, 1975; Михайловская, Федотова, 1976).

Важной особенностью исследуемого вида является образование осенью генерации зимующих листьев. Эта особенность позволила отнести *P. alba* к группе зимнезеленых растений.

Материал и методика

Материал собирали в Тульской области, близ пос. Поленово, на правом берегу р. Оки в сильно разреженном сосново-липовом лесу, т. е. в типичных для *Potentilla alba* природных условиях («Флора СССР», т. X, 1941).

Сборы проводились периодически примерно раз в месяц в течение двух лет, с мая 1972 по май 1974 г., а весной и летом — по два-три раза в месяц.

Мы изучали корневища молодых растений, достигших генеративного состояния. Среди них были как еще обладающие, так и уже утратившие систему главного корня. Для краткости в дальнейшем в данной статье они будут называться молодыми генеративными особями; это растения не моложе 5—6 лет.

В качестве фиксаторов применяли смесь Карнуа и 70% этиловый спирт. Исследовали участки корневищ третьего года жизни, возраст которых определяли по морфологическим признакам и по годичным кольцам в древесине.

Поперечные срезы корневища изготавливали при помощи санного микротома с термоохлаждающим устройством. Клетки камбиальной зоны и древесины наблюдали на срезах толщиной в 15 мкм. Срезы в 25 мкм служили для изучения общего расположения тканей корневища. После обычной проводки часть материала шла на изготовление парафиновых срезов. Препараты окрашивали двумя способами: основным фуксином с пикроиндигокармином (Аксенов, 1967) и сафранином с водным синим (Прозина, 1960). Схемы срезов изготавливали при помощи фотоувеличителя. Рисунки выполняли рисовальным аппаратом РА-4.

При изучении микропрепаратов особое внимание уделяли числу клеток камбиальной зоны и числу дифференцированных элементов нового (третьего в данном случае) годичного прироста древесины в радиальном ряду поперечного среза корневища. Приросты элементов луба анализу не подвергали. Подсчет клеточных элементов проводился в разных участках годичного кольца одного и того же среза (десять и более промеров) и показал некоторое варьирование в их числе. Разница между наибольшим и наименьшим значением не превышала 3 клеток. На основании анализа нескольких препаратов устанавливались вариация в числе клеток камбиальной зоны и вариация в числе дифференцированных элементов нового годичного кольца древесины для одной особи. Для десяти изученных таким образом особей, собранных в одно и то же время года, вычисляли средние значения числа сформированных элементов. Все величины заносили в таблицу, по данным которой строили графики изменения ширины камбиальной зоны и динамики нарастания древесины в течение года.

Результаты исследования

Развитие листьев. На розеточных побегах генеративных особей в течение года образуется от 8 до 11 пальчатосложных листьев, которые развиваются и функционируют в разное время года. Листорасположение на корневище *Potentilla alba* очередное, соответствует формуле $^3/_7$ (на трех оборотах спирали равномерно располагаются 7 листьев). Угол дивергенции 154°28′. Листья генеративных особей пятипальчатые, длинночерешковые, с узкими острыми этиолированными прилистниками, переходящими в основание листа, которое, охватывая ось корневища, образует почти закрытый узел и надежно защищает пазушную почку.

Весной, в конце апреля—мае и начале июня, из терминальной почки корневища сначала появляются 4—5 листьев весенней генерации. В это время зачатки листьев, развертываясь, интенсивно растут, достигая довольно крупных размеров. Средняя длина черешка срединных листьев весенней генерации 12—20, общий диаметр сложной листовой пластинки 7—10 см. У наиболее мощных особей длина черешка может достигать 29, диаметр листа — 13—14 см. Иногда первые весенние листья бывают тройчатыми или имеют четыре листочка. Тройчатость листьев генеративных особей на начальных этапах развития листа часто связана с очень ранним опаданием нижней пары листочков. Листья весенней генерации являются основными поставщиками ассимилятов, которые у лапчатки белой в большом количестве накапливаются и откладываются в виде крахмальных зерен в паренхимных тканях корневища и запасающих корней.

В конце августа начинается постепенное отмирание листьев весенней генерации, которое продолжается и в сентябре. Как правило, листья отмирают в том же порядке, в каком они образовались. Одновременно с отмиранием весенних листьев текущего года развертываются осенние листья, заложившиеся весной (о них будет сказано ниже), и на апексе терминальной почки корневища начинается заложение зачатков весен-

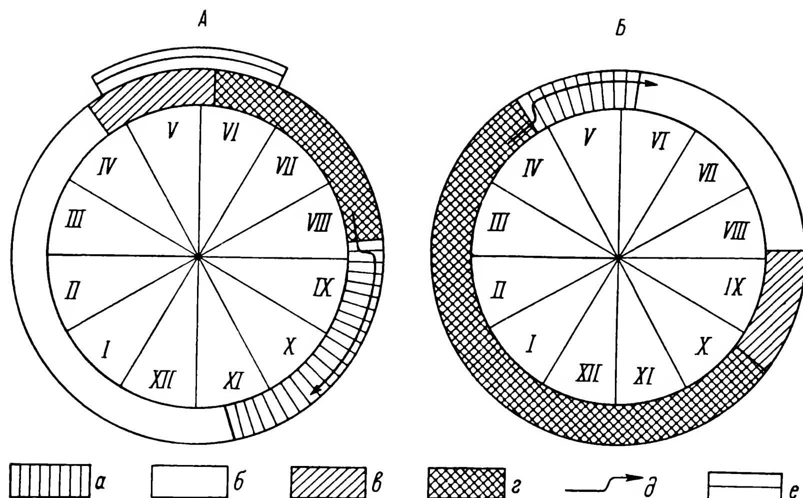


Рис. 1. Ритмы развития весенней (*А*) и осенней (*Б*) генераций розеточных листьев корневища *Potentilla alba* (Тульская область).

а — период заложения зачатков листьев на апексе терминальной почки, *б* — период развития зачатков листьев в терминальной почке, *в* — период разворачивания и роста зачатков и превращения их в ассимилирующие листья, *г* — период вегетации листьев, *д* — период отмирания генерации листьев, *е* — период цветения и плодоношения.

них листьев будущего года. К 21 VIII 1973 г. в терминальных почках генеративных особей (кроме развертывающихся зачатков осенних листьев, занимающих базальную часть почки) на апексе уже имелось по 1—2 листовых бугорка весенних листьев будущего года. К середине ноября заложение этих зачатков заканчивается. В терминальных почках, собранных в это время, обнаружено по 4—5 зачатков весенних листьев, в разной степени развитых. Заложение зачатков листьев весенней генерации начинается в конце лета и длится более трех месяцев. В течение зимы они проходят фазу внутрипочечного развития. Во второй половине апреля—начале июня зачатки переходят в фазу внепочечного развития. В этот период они развертываются и растут. К моменту развертывания листочки сложного листа всегда сформированы. Таким образом, от начала заложения зачатка до отмирания взрослого листа весенней генерации проходит немногим больше года. Из них 8—9 месяцев лист весенней генерации развивается внутри почки, а остальные 3—4 месяца существует вне ее и отмирает. Таков ритм развития весенних листьев (рис. 1, *А*, табл. 1).

Во второй половине апреля—в первой половине мая на апексе терминальной почки начинают закладываться зачатки листьев новой осенней генерации. По нашим данным, к концу апреля апексы терминальных почек корневища молодых генеративных особей имели 1—2 зачатка, а к середине мая — по 3—4. В базальной части терминальных почек в это время года находятся еще не развернувшиеся последние зачатки весенних листьев текущего года. Продолжительность заложения зачатков осенних листьев значительно меньше, чем у весенних. В летний период осенние листья развиваются в терминальной почке. В конце августа—в сентябре и в первой декаде октября они развертываются и растут, образуя зеленые листья, ассимилирующие под снегом зимой. От начала заложения листового зачатка и до начала отмирания зеленого листа осенней генерации, как и у весенних листьев, проходит примерно год или немногим больше года (рис. 1, *Б*, табл. 1). Первые 1—2 (реже 3) листа осенней генерации недоразвиты, с сильным опушением. Эти листья очень малы и длиной не превышают 1 см, но иногда черешок может вытягиваться до 4 см. Тройчатая или пятипальчатая листовая пластинка также недоразвита. Весь лист из-за густого опушения серебристо-серого цвета. Через 5—7 дней

после развертывания первые листья осенней генерации опадают. Узлы корневища, несущие их, чрезвычайно сближены. Последние 3—4 осенних листа ассимилирующие, но отличаются от весенних меньшими размерами. Длина черешка не более 4—6, диаметр листовой пластинки 2—4 см.

Надо отметить, что в строении листьев многих видов рода *Potentilla* имеет место сезонный диморфизм. По Вольфу (Wolf, 1908), он выражается в неодинаковой морфологии (форма, размер, интенсивность опушения и пр.) листьев у тех видов *Potentilla*, которые образуют несколько генераций в течение года. *P. alba* — вид с четко выраженным сезонным диморфизмом листьев. Обе их генерации, осенняя и весенняя, морфологически отличаются друг от друга размерами и опушением.

В течение всей зимы, под снегом, листья осенней генерации сохраняются зелеными. Весной, в конце апреля—в мае, они постепенно отмирают. Последние 1—2 листа отмирают в начале лета.

В пазухах листьев осенней генерации, в том числе и недоразвитых- закладываются генеративные почки, которые ежегодно ранней весной пре, вращаются в цветоносные побеги. В пазухах листьев весенней генерации закладываются только вегетативные почки, они остаются на протяжении ряда лет спящими. Заложение пазушной почки проходит почти одновременно с заложением зачатка кроющего листа.

Фенологические наблюдения в природе и морфологическое изучение терминальных почек корневища в течение года позволили выявить фазы и сроки развития розеточных листьев (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Продолжительность фаз развития (в месяцах) розеточных листьев *Potentilla alba*

Генерация листьев	Продолжительность заложения всех зачатков на апексе терминальной почки	Длительность фазы внутрипочечного развития зачатков	Длительность фазы внепочечного развития и деятельности листа	Общая продолжительность жизни листа
Весенняя	3—3.5	5—5.5	3—4	11—13
Осенняя	1—1.5	2.5—3	8—8.5	11.5—13

Как видно из табл. 1 и рис. 1, листья весенней и осенней генераций различаются по продолжительности заложения их зачатков на апексе, длительности внутрипочечного развития и продолжительности функционирования.

Развитие листьев и почек корневища *P. alba* характеризуется следующей последовательностью ряда коррелятивно связанных процессов (рис. 1, *А*, *Б*).

1. Весной и в начале лета в терминальной части корневища (и на его апексе) параллельно проходят следующие процессы: а) отмирание листьев осенней генерации, формирование генеративных побегов, цветение, начинается плодоношение; б) заложение на апексе зачатков листьев осенней генерации и их пазушных генеративных почек; в) развертывание зачатков и рост листьев весенней генерации.

2. Летом протекают следующие процессы: а) плодоношение, б) вегетация листьев весенней генерации, в) внутрипочечное развитие зачатков листьев осенней генерации и генеративных почек.

3. В конце лета и первой половине осени снова параллельно идут следующие процессы: а) отмирание листьев весенней генерации, б) заложение на апексе зачатков листьев весенней генерации следующего года и пазушных вегетативных почек, в) развертывание зачатков и рост листьев осенней генерации.

4. Во второй половине осени и зимой проходят такие процессы: а) вегетация листьев осенней генерации и внутрипочечное развитие ге-

неративных почек, б) внутрипочечное развитие зачатков листьев весенней генерации и их пазушных вегетативных почек.

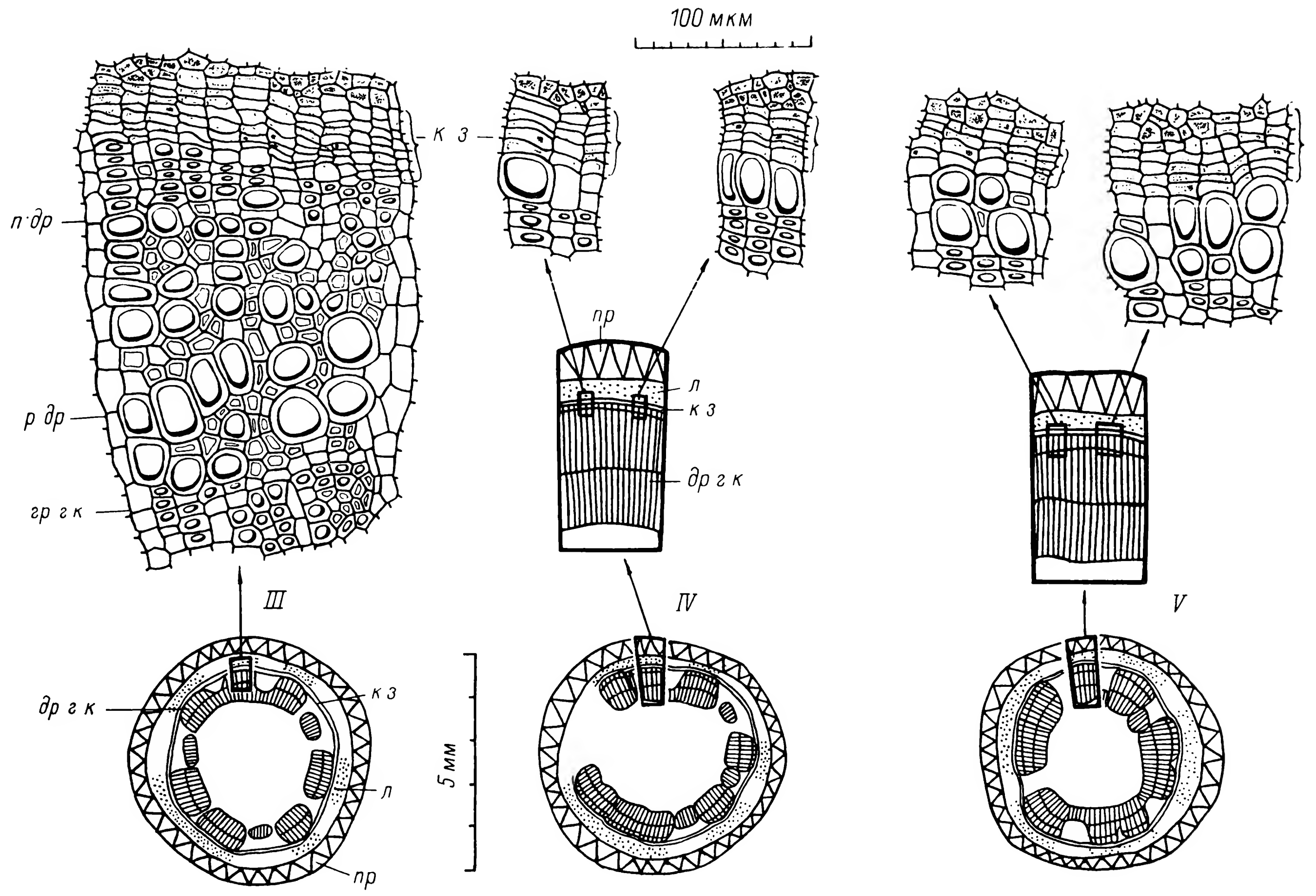
Сезонная деятельность камбия и формирование древесины. Среднее число клеток камбиальной зоны и в еще большей степени число дифференцированных элементов древесины нового годичного кольца в радиальном ряду поперечного среза меняются в зависимости от времени года. У подавляющего большинства исследованных особей лапчатки белой годичные кольца древесины в сближенных междоузлиях корневища более или менее одинаковы как по ширине, так и по количеству клеточных элементов. Это характерно и для камбиальной зоны.

Ширина камбиальной зоны корневища в течение лета, осени и зимы характеризуется стабильностью. Многократные периклинальные деления камбиальных инициалей в тангентальной плоскости в середине марта приводят к значительному увеличению ее ширины. В это время года она достигает максимальной ширины и составляет 6—8, а в некоторых случаях — 9—10 клеток (рис. 2, *III*, табл. 2). Клетки камбиальной зоны располагаются правильными радиальными рядами и сильно вакуолизированы. В некоторых участках производные камбия, отложенные в сторону ксилемы, несколько увеличиваются в размере. При двойной окраске срезов раствором сафранина и водным синим их оболочки окрашиваются в голубой цвет. Следовательно, заметное одревеснение оболочек клеток еще не произошло и дифференциация производных камбия в элементы древесины еще не закончилась. Вторичная ксилема, сформированная зимой, образована типичными узкопросветными элементами поздней древесины, несколько уплощенными на поперечных срезах в тангентальном направлении.

В апреле, одновременно с делением камбиальных инициалей, идет процесс дифференциации клеток ксилемы, т. е. образование ранней древесины нового годичного кольца. По нашим данным, в конце апреля у большинства исследованных экземпляров уже имеются новые круглопросветные сосуды с утолщенной одревесневшей оболочкой, что достаточно четко выявляется при окраске срезов (рис. 2, *IV*, табл. 2). Часто в полостях сосудов можно заметить остатки отмершего содержимого, а иногда и друзы оксалата кальция. Камбиальная зона начинает постепенно уменьшаться и в это время составляет 5—7 клеток. Дифференциация первых крупных сосудов и их одревеснение происходят равномерно и одновременно по всей границе годичного кольца. Не всегда в начале годичного прироста древесины крупные сосуды одинаковы по радиальному и тангентальному размерам. Преобладают сосуды, диаметр которых 30—40, а диаметр просвета 20—35 мкм. Разрастающиеся сосуды надавливают на нежные меристематические клетки, которые слегка деформируются, в результате чего в это время в некоторых участках среза линия камбиальной зоны становится слабо извилистой.

Процесс формирования ранней древесины, характеризующийся образованием широкополостных сосудов, продолжается в течение мая и первой декады июня. К середине мая в радиальном ряду нового годичного прироста дифференцируется по 2—3 элемента. Камбиальная зона при этом уменьшилась до 4—6 клеток (рис. 2, *V*, табл. 2). К середине июня сформируются уже 5—7 клеток вторичной ксилемы, а ширина камбиальной зоны достигает постоянной и неизменной в течение остального времени года величины — 3—4 клетки (рис. 2, *VI*, табл. 2). В этот период в корневище лапчатки белой заканчивается формирование ранней древесины. Таким образом, ширина камбиальной зоны сокращается вследствие интенсивной дифференциации производных меристемы.

В августе ширина камбиальной зоны не изменяется (3—4 клетки), прирост древесины продолжается. В радиальном ряду нового годичного кольца насчитывается 8—10 элементов (рис. 2, *VIII*, табл. 2). Строение проводящих элементов, образованных камбием в этот период, изменяется. На поперечных срезах корневища видны характерные для поздней древесины узкопросветные сосуды. Диаметр их не превышает 10—25, а про-


100 мкм
к з
п·др
р др
гр г к
пр
л
к з
др г к
III
IV
V
др г к
к з
л
пр
5 мм

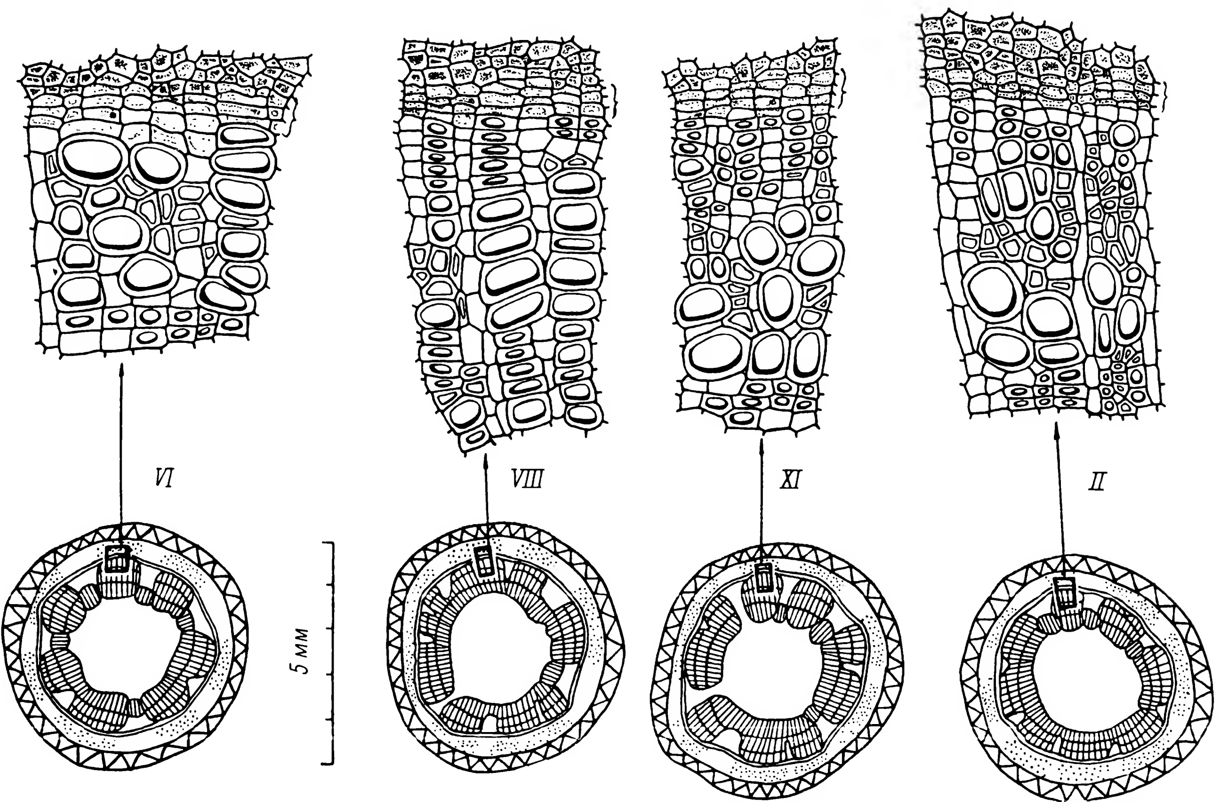


Рис. 2. **Строение камбиальной зоны и третьего годичного кольца древесины корневища *Potentilla alba* в разные месяцы.**

III — 13 III 1973, *IV* — 29 IV 1973, *V* — 17 V 1973, *VI* — 13 VI 1973, *VIII* — 11 VIII 1973, *XI* — 18 XI 1973, *II* 26 II 1974.

кз — камбиальная зона, *рдр* — ранняя древесина, *пдр* — поздняя древесина, *гргк* — граница годичного кольца, *дргк* — древесина с годичными кольцами; *пр* — пробка, *л* — луб.

ТАБЛИЦА 2

Число клеток камбиальной зоны и дифференцированных элементов древесины третьего годичного кольца в корневище *Potentilla alba* в различное время года

Дата	Номер особи										Средние значения		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	среднее арифметическое	общее число клеток	число клеток прироста
13 III 1973	6—7 / 0—0	6—8 / 0—0	6—8 / 0—0	7—10 / 0—0	6—9 / 0—0	6—8 / 0—0	5—6 / 0—0	6—8 / 0—0	5—8 / 0—0	6—8 / 0—0	5.9—8.0 / 9—0	6—8 / 0—0	— / 0—0
29 IV 1973	5—6 / 1—2	5—8 / 0—1	5—7 / 0—2	5—7 / 1—2	6—7 / 0—1	5—6 / 1—2	5—7 / 1—2	4—5 / 1—2	5—7 / 0—1	5—6 / 0—1	5.0—6.6 / 0.5—1.6	5—7 / 1—2	— / 1—2
17 V 1973	4—6 / 2—3	5—6 / 2—3	4—5 / 1—3	5—6 / 2—3	4—6 / 2—3	4—5 / 2—3	4—6 / 1—2	5—6 / 2—3	4—5 / 2—3	4—5 / 1—3	4.2—5.6 / 1.7—2.9	4—6 / 2—3	— / 1—1
13 VI 1973	3—4 / 6—7	3—3 / 6—7	3—4 / 4—6	3—4 / 5—7	3—4 / 5—6	2—3 / 6—7	4—5 / 3—5	3—4 / 5—7	3—4 / 5—6	3—4 / 5—7	3.0—3.9 / 5.0—6.6	3—4 / 5—7	— / 3—4
11 VIII 1973	3—5 / 7—8	3—4 / 8—9	3—4 / 8—9	3—4 / 8—10	3—4 / 9—10	3—3 / 9—10	3—4 / 8—10	3—4 / 7—10	2—4 / 8—9	3—4 / 8—10	2.9—4.0 / 8.0—9.5	3—4 / 8—10	— / 3—3
18 XI 1973	3—4 / 10—11	3—4 / 11—12	3—4 / 12—13	3—4 / 11—12	3—4 / 12—13	2—3 / 11—13	4—5 / 8—9	3—4 / 9—10	2—4 / 10—11	3—4 / 11—12	2.9—4.0 / 10.5—11.6	3—4 / 11—12	— / 3—2
26 II 1974	3—3 / 12—13	3—4 / 12—15	2—3 / 9—11	4—5 / 10—12	3—4 / 12—14	3—4 / 8—14	2—3 / 12—15	3—3 / 12—13	3—3 / 12—14	4—5 / 11—12	3.0—3.8 / 10.5—13.3	3—4 / 12—13	— / 1—1

Примечание. Числитель — число клеток камбиальной зоны, знаменатель — число дифференцированных элементов древесины третьего годичного кольца в радиальном ряду поперечного среза; данные измерений срезов корневищ 10 разных особей.

свет — 5—15 мкм. Почти всегда проводящие элементы поздней древесины на поперечных срезах имеют эллиптическую форму, уплощенную в тангентальной плоскости. Такие сосуды, как правило, располагаются по внешней границе годичного кольца. Основная масса клеточных элементов поздней древесины формируется к середине ноября и позже. В это время года ширина камбиальной зоны остается прежней, а прирост древесины продолжается. Общее число клеток древесины достигает 11—12 в радиальном ряду поперечного среза годичного кольца (рис. 2, *XI*, табл. 2). Инициали камбия хорошо заметны и в зимнее время. 26 II 1974 г. ширина камбиальной зоны составляла 3—4 клетки, т. е. она не изменилась по сравнению с предыдущими периодами года. В древесине и в это время наблюдался прирост, хотя и очень незначительный (1—2 элемента). Элементы древесины, образованные зимой, чаще всего являются сосудами, реже — паренхимными клетками. Сосуды по своему строению аналогичны сосудам поздней древесины (рис. 2, *II*, табл. 2). Наличие хотя и незначительного прироста древесины при неизменности ширины камбиальной зоны позволяет сделать заключение, что зимой камбий корневища лапчатки белой продолжает функционировать.

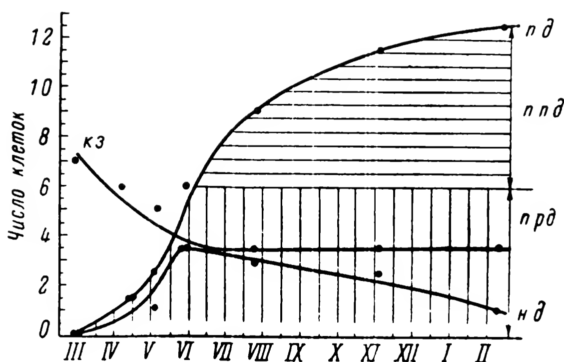


Рис. 3. Кривые изменения ширины камбиальной зоны (*кз*), динамики нарастания древесины (*нд*) и общего прироста древесины (*п д*) в корневище *Potentilla alba*.

п рд — прирост ранней древесины, *п пд* — прирост поздней древесины.

Изменение ширины камбиальной зоны, динамика нарастания клеточных элементов годичного кольца древесины и общий прирост древесины в течение года показаны на рис. 3. Эти данные позволяют судить о сезонных изменениях камбиальной активности в корневище.

Обсуждение

В результате круглогодичных наблюдений за развитием розеточных листьев, изменением активности камбия и процессом формирования древесины в корневище лапчатки белой установлены следующие закономерности.

Интенсивное деление камбиальных инициалей и максимальное увеличение ширины камбиальной зоны наблюдаются ранней весной, в период, когда листья весенней генерации находятся в почке в зачаточном (эмбриональном) состоянии. Листья же осенней генерации еще зеленые и продолжают вегетировать, хотя их ассимилирующая функция, очевидно, ослаблена (рис. 4).

Дифференциация первых производных камбия в крупные сосуды ранней древесины по времени совпадает с очень важными этапами в развитии листьев обеих генераций. В этот период наступают развертывание и рост зачатков листьев новой весенней генерации, т. е. фаза их внутрипочечного развития сменяется фазой внепочечного роста. Как известно, основную фотосинтетическую роль у растения выполняют листья весенней генерации, более мощные по сравнению с осенними, функционирующие весной и летом. Их образование сопровождается формированием в корневище первых элементов ранней древесины годичного кольца. Таким образом, материалы наших наблюдений не противоречат выводам Носта (1914) и Зёдинга (1955) о том, что, кроме фитогормонов, молодые ассимилирующие листья являются также источником ассимилятов для

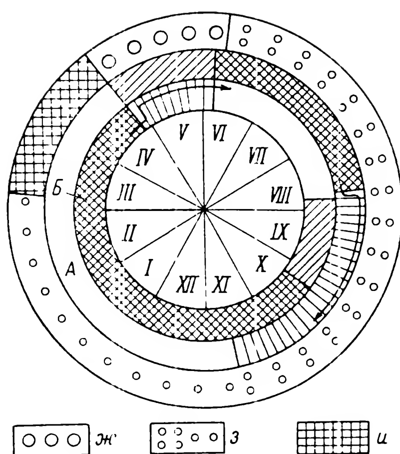


Рис. 4. Взаимосвязь между деятельностью камбия, образованием древесины и развитием весенней (*А*) и осенней (*Б*) генераций розеточных листьев корневища *Potentilla alba*.

ж — период образования ранней древесины, *з* — период образования поздней древесины, *и* — период весеннего увеличения камбиальной зоны. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

роста дифференцирующихся производных камбия. У лапчатки белой начало фотосинтетической деятельности весенних листьев, очевидно, обеспечивает растение новыми ассимилятами, стимулирующими как работу камбия, так и дифференциацию сосудов ранней древесины. В корневище основную водопроводящую функцию выполняют крупные широкополостные сосуды ранней древесины, формирующиеся в связи с развитием весенних листьев. В пользу этой точки зрения говорит факт затилловывания сосудов, входящих в состав ранее образованных годичных слоев древесины, где функция водопроведения затруднена. Это особенно прослеживается на многолетних участках корневища.

Нарастание ранней древесины совершается довольно быстро и в относительно короткий срок по сравнению с периодом формирования поздней древесины. Следовательно, данные исследователей (Овсянников, 1941; Раскатов, 1948; Кедров, 1961, и др.), изучавших образование древесины у древесных пород, о сравнительно коротком периоде и относительно быстром формировании ранней древесины подтверждаются и на травянистом виде. Образование ранней древесины сопровождается постепенным уменьшением ширины камбиальной зоны. Это свидетельствует о преобладании скорости дифференциации производных камбия над скоростью деления камбиальных инициалей в данное время года. Элементы ранней древесины дифференцируются очень быстро. Этому способствует увеличение весной числа производных клеток камбия, которые на первых этапах формирования годичного кольца могут быстро дифференцироваться в элементы древесины, особенно благодаря притоку ассимилятов из листьев весенней генерации. К середине июня достигается сбалансированность этих двух процессов и ширина камбиальной зоны становится постоянной, не меняясь в течение остального времени года.

По данным Грудзинской (1962), весенний рост и развитие листьев у древесного растения вызывают образование сосудов ранней древесины, а их функционирование способствует накоплению запасных веществ и формированию поздней древесины. Ее представление о формировании ранней древесины распространяется и на исследованный нами вид. Однако у *P. alba* одновременно с весенним развертыванием листьев на корневище развиваются листья новой генерации. На апексе терминальной почки в это время закладываются зачатки листьев осенней генерации, которые развернутся осенью текущего года, а также происходит заложение и в их пазухах генеративных почек. Относительно быстрое прекращение формирования ранней древесины и понижение камбиальной активности в этот период можно связать с цветением и началом плодоношения растения.

Сразу после нарастания ранней древесины начинается формирование поздней. Период формирования поздней древесины больше периода формирования ранней. Летом ее образование сопровождается развитием заложенных в терминальной почке зачатков листьев осенней генерации и угасанием деятельности ассимилирующих листьев весенней генерации, осенью — развитием листьев осенней генерации (развертывание и рост их зачатков) и, кроме того, заложением на апексе зачатков листьев весенней генерации будущего года и их пазушных, вегетативных почек.

В период формирования поздней древесины ширина камбиальной зоны остается неизменной. Это свидетельствует о сбалансированном течении двух процессов: число клеток, образующихся в результате деления камбия, равняется числу дифференцирующихся в зрелые элементы проводящих тканей.

В позднеосенний и зимний периоды функционируют листья осенней генерации. На апексе в это время происходит развитие уже заложившихся осенью зачатков весенних листьев. Жизнедеятельность зимующих осенних листьев и развитие на апексе зачатков весенних листьев и вегетативных почек также сказываются на деятельности камбия корневища. Наблюдения, сделанные в конце зимы, показали наличие прироста древесины по сравнению с поздней осенью. В этот период инициали камбия делятся, но медленно, также медленно нарастает и древесина.

По литературным данным, длительность деятельности камбия у различных древесных пород и в разных условиях неодинакова. Согласно Кедрову (1963), наибольшая интенсивность прироста годичного кольца у ясеня обыкновенного наблюдалась в течение мая и резко падала к середине июня. Образование ранней древесины заканчивалось к 5 VI, а развитие годичного кольца — к 3 VIII. Исследования Овсянникова (1941) показали, что у большинства древесных пород умеренной зоны деятельность камбия начинается 6—30 V, а прекращается 30 VII—12 VIII. Продолжительность деятельности камбия у них составила от 2 месяцев 6 дней до 3 месяцев 24 дней (чаще всего около 3 месяцев). По данным Лобжанидзе (1958), в Грузии у вечнозеленых древесных растений средняя продолжительность деятельности камбия — 206 дней, у хвойных пород — 156.5, а у листопадных рассеяннососудистых пород — 139 дней. У всех древесных видов автор отметил интенсивную деятельность камбия и формирование основной части годичного слоя древесины в первые 2—2.5 месяца. У тропических деревьев, находящихся в условиях, благоприятных для роста, в течение всего года камбий может функционировать без периода покоя (Philipson et all, 1971, и др.). Таким образом, сведения о длительности и периодичности деятельности камбия в стволах и ветках древесных растений, разных по своему систематическому положению и географическому распространению, довольно обширны. Данных же о периодичности деятельности камбия в осевых органах травянистых многолетников в течение года почти нет. В работе Михайловской и Тихоновой (1971) указывается, что в корневище *Potentilla erecta* формирование древесины, заложившейся осенью с развитием осенней генерации листьев, происходит зимой и завершается весной. У *P. alba* деятельность камбия и образование древесины происходят круглогодично без периода покоя; это связано с особенностями лапчатки белой как зимнезеленого растения, образующего в течение года две генерации листьев. Верхушечная часть моноподиально нарастающего корневища всегда имеет зеленые листья. В корневище в течение всего года работает камбий и формируется древесина. Дифференциация ее элементов ослабевает только ранней весной, в короткий период усиления камбиальной деятельности.

Таким образом, у *P. alba* продолжительность деятельности камбия превышает таковую у вечнозеленых древесных растений (см. Лобжанидзе, 1958), это связано с ее геофилией, развитием двух генераций листьев и с происхождением от вечнозеленого кустарника (Шафранова, 1970), который, видимо, произрастал в субтропическом климате (Камелин, 1969, 1971).

Выводы

Корреляции между деятельностью камбия, образованием древесины корневища и развитием двух генераций розеточных листьев у зимнезеленого растения *Potentilla alba* выражаются в следующем.

1. Непрерывное в целом развитие и жизнедеятельность зеленых листьев весенней и осенней генераций, сменяющих друг друга по мере моно-

подиального нарастания оси корневища, обусловливают непрерывную деятельность камбия корневища в течение всего года.

2. Камбиальная активность в корневище в течение года изменяется. Высокая интенсивность деятельности камбия весной — результат его активизации растущими листьями весенней генерации, находящимися в благоприятных температурных и световых условиях, а также закладывающимися листьями осенней генерации. Более слабое развитие зимующих листьев, а также функционирование их при пониженной температуре и слабой освещенности определяют меньшую камбиальную активность и более медленную дифференциацию элементов древесины в осенне-зимнее время года.

3. Образование ранней древесины коррелирует также с заложением и развитием на апексе весной зачатков листьев осенней генерации. Этот процесс сопровождается постепенным уменьшением ширины камбиальной зоны и совпадает с цветением и плодоношением растения. Скорость дифференциации проводящих элементов при этом преобладает над скоростью деления камбиальных инициалей.

4. Формирование поздней древесины продолжается дольше, чем ранней. Оно коррелирует не только с заложением и развитием на апексе зачатков листьев весенней генерации, но и с деятельностью зеленых листьев осенней генерации. В период образования поздней древесины сохраняется постоянная ширина камбиальной зоны, что свидетельствует об уравнивании скоростей дифференциации проводящих элементов и деления камбиальных инициалей в осенне-зимний период.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 11. — Артюшенко З. Т. (1952). Взаимодействие точки роста и камбия у иберийского дуба (*Quercus iberica* Stev.). В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. — Василевская В. К. (1962). О некоторых корреляциях в строении растений. Тр. Петергофск. биол. инст. Вопр. экспер. биол., 19. — Вихров В. Е. (1954). Строение и физико-механические свойства древесины дуба. — Грудзинская И. А. (1957). Влияние ивановых побегов на формирование годичных колец у дуба (*Quercus robur* L.). ДАН СССР, 115, 2. — Грудзинская И. А. (1962). Зависимость строения годичного кольца древесины от развития побегов у дуба. В кн.: Физиология древесных растений. М. — Зёдинг Г. (1955). Ростовые вещества растений. — Иост Л. (1914). Физиология растений. — Камелин Р. В. (1969). материалы по флоре Памиро-Алая (*Potentilla biflora* Willd.). Бот. ж., 54, 3.— Камелин Р. В. (1971). Критические заметки о лапчатках. Нов. сист. высш. раст., 8. — Кедров Г. Б. (1961). Ход прироста древесины ясеня обыкновенного в связи с условиями существования. Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 4. — Кедров Г. Б. (1963). Прирост древесины у ясеня обыкновенного в связи с условиями произрастания. Автореф. доклада, прочитанного на заседании МОИП, отд. биол., 3 [отд. оттиск]. — Кефели В. И. (1973). Рост растений. — Лобжанидзе Э. Д. (1958). Особенности деятельности камбия и динамика вегетационного прироста древесины и древесных растений Грузии. Автореф. канд. дисс. Л. — Максимов Н. А. (1941). Активаторы роста растений. Вестн. АН СССР, 11—21, 59. — Мелехова Т. А. (1949). О формировании годичного слоя ели. Тр. Архангельск. лесотехн. инст., 13. — Мелехова Т. А. (1954). Формирование годичного слоя сосны в связи с лесорастительными условиями. Тр. Архангельск. лесотехн. инст., 14. — Михайловская И. С., В. Л. Тихонова. (1971). К определению возраста лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.). Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 7. — Михайловская И. С., Т. А. Федотова. (1976). Изменения анатомической структуры корневища *Potentilla alba* L. в процессе его онтогенеза. Бюлл. МОИП, отд. биол., 81, 2. — Овсянников В. Г. (1941). К изучению образования годичных колец древесины. Науч. зап. Воронежск. лесхоз. инст., 8. — Прозина М. П. (1960). Ботаническая микротехника. — Раскатов П. Б. (1948). К вопросу о формировании годичных колец древесины дуба. Науч. зап. Воронежск. лесохоз. инст., 10. — Розенс А. (1953). Камбиальная деятельность березы. Тр. Инст. лесохоз. проблем АН ЛатвССР, 7. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Федотова Т. А. (1975). Возрастные изменения анатомической структуры корней *Potentilla alba* L. Бот. ж., 60, 2. — Харитонович Ф. Н. (1934). Вегетационный прирост дуба. Тр. Воронежск. обл. станции лесн. хоз., 2 (XV). — Шафранова Л. М. (1968). Анатомическая структура побегов *Potentilla fruticosa* L., *P. parvifolia* Fisch. и *P. bifurca* L. в связи с переходом от кустарников к травам у лапчаток (*Potentilla* L. s. l.).

Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 1. — Ш а ф р а н о в а Л. М. (1970). О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатки (*Potentilla* L.). Автореф. канд. дисс. М. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — A v e r y G. S., P. K. B u r k h o l d e r, H. B. G r e i g h t o n. (1937). Production and distribution of growth hormone in schoots of *Aesculus* and *Malus* and its probable role in stimulating cambial activity. Amer. J. Bot., 24. — C o s t e r Ch. (1927). Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. Ann. Gardin Bot. Buitenzorg, 37. — J o s t L. (1891). Über Dieckenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Ztg., 49, 30—38. — J o s t L. (1893). Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und Gefässbildung in der Pflanze. Bot. Ztg., 51, 6—8. — L a d e f o g e d R. (1952). The periodicity of wood formation. Det Kongelige Danske videnskabers—selskabs Biologiske skrifter, 7, 3. — L a r s o n P. R. (1962). Auxin gradients and the regulation of cambial activity. In: Tree growth. Ed. T. T. Kozlowski. N. Y. — M e t c a l f e C. R., L. C h a l k. (1950). Anatomy of the dicotyledons. Leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. — P h i l i p s o n W. R. et all. (1971). The vascular cambium. Its development and activity. — P r i e s t l e y J. H. (1930). Studies in the physiology of cambial activity. III. The seasonal activity of the cambium. New Phytologist, 29. — R e i n d e r s - G r o u w e n t a k C. A. (1965). Physiology of the cambium and other secondary meristems of the schoot. In: Handbuch der Pflanzen Physiology. — W a r e i n g P. E., C. E. H a n n e y, J. D i g l y. (1962). The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. In: Formation of wood in forest trees. — W o l f Th. (1908). Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibl. Bot., 16, 71. — W o r t D. (1962). Physiology of cambial activity. In: Tree growth. Ed. T. T. Kozlowski. N. Y.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 XI 1975.

SUMMARY

The anatomical study of winter-green plant *Potentilla alba* resulted in the discovery in its rhizome of uninterrupted cambium activity correlated with the all-year -round functioning of leaves of two generations. Life activity of the spring generation leaves highly stimulates cambial activity as well as the formation of lignum. The development of autumn leaves during autumn and winter supports the axial cambial activity, which in these times of the year is largely decreased.

УДК 581.3 : 581.45 : 633.879.95 (571.651.8)

Н. В. Шилова

ЗАЛОЖЕНИЕ ЗАЧАТКОВ ЛИСТЬЕВ НА ВЕРХУШКЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КАМНЕЛОМОК (*SAXIFRAGA* L.) ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

N. V. SHILOVA. THE LEAF INITIATION IN THE SHOOT APEX IN SOME *SAXIFRAGA* L. SPECIES OF WRANGEL ISLAND

Исследования скорости и продолжительности заложения зачатков листьев 6 видов камнеломок о. Врангеля проводились в 1972 и 1973 гг. в течение полярного лета. У растений одного и того же вида в годы, различающиеся по погодным условиям, а также у растений разных видов, близких по происхождению и сходных по типу ареала, органогенез выражается сходными кривыми. Циркумполярные аркто-альпийские (*Saxifraga hieracifolia*, *S. nivalis*), почти циркумполярный высокоарктический (*S. platysepala*) и субэндемичный арктическо-субарктический (*S. firma*) виды камнеломок различаются по числу зачатков листьев, заложенных на верхушке побега за вегетационный период, пластохрону, продолжительности периода органогенеза. У *S. platysepala* и *S. firma* пластохрон короче, на верхушке побега закладывается больше зачатков листьев. Зависимость между темпами органогенеза и погодными условиями отчетливо прослеживается только у *S. firma*.

Проблема ритмичности роста растений интенсивно разрабатывается в последние десятилетия. Исследования, проводимые на уровне организма, являются важной частью этой работы. Изучение закономерностей видимого роста и органогенеза растений с разными типами ареала, характерных для разных природно-климатических зон, помогает выявить основные направления и особенности их адаптации к условиям среды. Между тем изучению органогенеза уделяется еще недостаточно внимания. Динамике формирования вегетативного побега некоторых растений тундровой и умеренной зон посвящены немногочисленные работы (Sørensen, 1941; Артюшенко, Соколов, 1955; Грудзинская, 1959, 1974; Шилова, 1962, 1967, 1969; Серебрякова, 1971). Значительный интерес в этом плане представляют исследования жизнедеятельности и ритмики растений в жестких условиях Арктики.

Виды рода *Saxifraga* относятся к числу немногих представителей сосудистых растений, которые встречаются в высоких широтах.

Объектами нашего исследования были виды камнеломок, растущие на о. Врангеля: из секции *Hirculus*[1] — *Saxifraga hirculus* L., *S. platysepala* (Trautv.) Tolm.; из секции *Boraphila* — *S. hieracifolia* Waldst. et Kit., *S. nelsoniana* D. Don, *S. nivalis* L.; из секции *Trachyphyllum* — *S. firma* Litw.

S. hirculus — циркумполярный гипоаркто-альпийский вид; *S. hieracifolia* и *S. nivalis* — циркумполярные аркто-альпийские виды (Hultén, 1970); *S. nelsoniana* — сибирско-западноамериканский, преимущественно арктический вид, родственный аркто-альпийскому *S. punctata* L.; *S. platysepala* — типично арктический (высокоарктический) вид с почти циркумполярным ареалом (Толмачев, 1959); *S. firma* — субэндем горного Северо-Востока Азии и Аляски (Сипливинский, 1971).

[1] Объем секций и названия растений приводим по «Флоре СССР», т. IX (1939).

Климатические условия о. Врангеля суровые: бо́льшую часть года он окружен льдами. По температурным условиям о. Врангеля близок Шпицбергену и северному острову Новой Земли (Городков, 1958). Температура самых теплых месяцев низкая: июня 0.4, июля 2.4, августа 1.9° (бухта Роджерса). Во время короткого лета отмечены значительные амплитуды температуры воздуха в течение суток. Заморозки возможны в течение всего теплого периода года. Летом преобладает пасмурная погода, часты холодные ветры, туманы и осадки в виде моросящих дождей или мокрого снега. Относительная влажность воздуха по средним многолетним данным в июне—августе достигает 89—91%. Вегетационный период продолжается в среднем около 2—2.5 месяцев, снежный покров устанавливается с начала сентября и держится до конца мая (Тихменев, 1974). Растительность острова относится к подзоне арктических тундр (Александрова, 1964; Юрцев, 1973).

Виды камнеломок, выбранные для исследования, играют заметную роль в сложении растительного покрова острова. 4 вида камнеломок — *S. hirculus*, *S. platysepala*, *S. nivalis*, *S. firma* — обычны для острова, причем *S. hirculus* часто является доминантом травяных суглинистых тундр; *S. hieracifolia* нередко встречается в тундрах острова, и только *S. nelsoniana* отмечается для острова изредка (Петровский, 1973).

Сбор материала проводился в 1972 и 1973 гг. в бухте Сомнительной. Сравнение климатических показателей за 1972 г. со средними многолетними данными (1961—1970 гг.) выявило, что июнь 1972 г. был холоднее, а июль теплее, чем по средним многолетним данным температуры. Вегетационный период 1972 г. в сравнении со средними многолетними данными отличался поздней весной, более теплым и сухим летом. В 1972 г. среднесуточная температура воздуха на высоте 2 м в 1-й декаде июля была 5.8, во 2-й декаде июля — 6.6, в 3-й декаде — 6.8°; в 1-й декаде августа — 4.6, во 2-й декаде августа — 2.6°.

1973 год был менее благоприятным для вегетации растений. Однако климатические показатели этого года оказались более близкими к средним многолетним данным: среднесуточная температура июля и августа была ниже, а осадков выпало больше, чем в 1972 г. В 3-й декаде июля наступило похолодание и выпал снег.

Для жизни растений в Арктике большое значение имеют условия в 10—15-сантиметровом слое от поверхности почвы, где сосредоточены живые части растений, верхушки их побегов и почки; это так называемая ниша жизни. Известно, что климат приземного слоя воздуха отличается от условий на высоте 2 м. Чтобы составить более точное представление о температурных условиях, в которых находились растения, служившие объектами исследования, в 1973 г. были установлены термографы по склону южной экспозиции в нижней части гор Сомнительных в щебнистой травяной тундре (верхний участок) и на склоне шлейфа (нижний участок 1). Сравнение полученных температурных кривых показало, что на верхнем участке температура приземного слоя в июле—августе была ниже, а изменения температур в течение суток оказались более резкими, чем на нижнем участке. Это объясняется тем, что днем здесь наблюдался более сильный обогрев у поверхности почвы, а ночью — более сильное охлаждение. На верхнем участке температура во 2-й декаде июля была 1.8, в 3-й декаде июля — 1.7, в 1-й декаде августа — 4.7, во 2-й декаде августа — 1.6°. На нижнем участке соответствующие температуры были более высокими: 3.8, 3.4, 5.3 и 5.7°. На этом участке в редкие ясные дни днем воздух на 2—5 см от поверхности почвы нагревался до 19, а ночью температура опускалась до 4°.

В 1972 и 1973 гг. с июля [2] до сентября регулярно через 5—7 дней собирали вегетативные побеги *S. hieracifolia*, *S. hirculus*, *S. nelsoniana*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *S. firma*. Площадки, на которых проводились микроклиматические наблюдения и к которым был приурочен сбор ма-

[2] К сожалению, я не располагала материалом, относящимся к самому началу вегетации.

териала, находились на приморской равнине и в горах. По склону южной экспозиции в нижней части гор Сомнительных в щебнистой травяной тундре собирали *S. nelsoniana*, *S. nivalis*, *S. firma* (верхний участок), несколько ниже на шлейфе — *S. hieracifolia* (нижний участок 1). *S. hirculus* и *S. platysepala* собирали на приморской равнине во влажной ивнячково-дриадовой пятнистой тундре (сильно заснеженный и увлажненный нижний участок 2). Верхушки побегов фиксировались в 75° спирте и в смеси Карнуа. При препарировании почек и верхушек побегов под МБС-1 определялось число зачатков листьев, заложенных в разные сроки. На основании этих данных определяли следующие показатели: число зачатков листьев, заложенных за вегетационный период; пластохрон[3] (в часах и днях); его изменение в течение вегетационного периода; продолжительность периода органогенеза. Изменение скорости заложения зачатков листьев анализировалось в связи с изменением температуры за летние месяцы с учетом фенологических фаз растений.

На о. Врангеля распространенными жизненными формами являются растения-подушки и розеточные растения. Изученные виды представлены многолетними розеткообразующими растениями с относительно большими листьями (*S. hieracifolia*, *S. nelsoniana*, *S. nivalis*, *S. hirculus*), а также подушковидными (*S. firma*) и розеточными растениями (*S. platysepala*) с мелкими листьями. У розеткообразующих растений цикл развития побегов 4—5-летний; у нерозеточных растений с мелкими листьями он более длительный. Заложение зачатков листьев изучалось у 2—3-летних побегов. На этих побегах разворачиваются листья, зачатки которых заложились на верхушке в предыдущем году. У *S. hieracifolia*, *S. nelsoniana*, *S. nivalis*, *S. hirculus* их 3—7, у *S. platysepala* — 11—16, у *S. firma* — 20—22.

У гипоаркто-альпийского вида *S. hirculus* за вегетационный период на верхушке побега заложились 3—4 листовых зачатка. В фазу вегетации (рис. 1, *1*) во 2-й и 3-й декадах июля образовались 2 листовых зачатка (пластохрон около 6 дней), их появление разделялось 7-дневной паузой.[4] Во время паузы, наступившей во второй половине июля, днем температура поднималась до 12, а ночью опускалась до —1°. Понижение ночной температуры и начавшиеся заморозки были, по-видимому, причиной этой паузы. В начале августа была отмечена 12-дневная пауза. Она наступила при среднесуточной положительной температуре, которая днем поднималась до 10, а ночью опускалась до 1°. Позднее, во 2-й декаде августа, образовались еще 2 листовых зачатка (рис. 2, *1*). Органогенез во 2-й декаде августа характеризовался более высокими темпами (пластохрон около 3 дней), что, вероятно, объясняется наблюдавшимся в это время повышением температуры — дневных температур до 12, 15, а ночных до 3°. Этот период совпал с началом цветения растений. Продолжительность органогенеза *S. hirculus* в период вегетации составляет около 36 дней, из которых 3 недели приходятся на продолжительные паузы; пластохрон длинный, кванты[5] мелкие, из 2—3 листьев.

У *S. hieracifolia* (рис. 2, *5а*, *5б*) и *S. nelsoniana* (рис. 2, *6а*, *6б*) за вегетационный период на конусе нарастания заложилось только 2—3 (4) листовых зачатка.

В июле 1972 г., когда дневная температура поднималась до 17, а ночная опускалась до 2°, зачатки листьев у этих видов появлялись через 3 (7) дней, но их заложение прерывалось 6—12-дневными паузами. В конце июля после заложения 2—3 зачатков листьев у растений *S. hieracifolia* была отмечена недельная пауза. В это время температура воз-

[3] При существующей методике точность определения пластохрона зависит от продолжительности интервалов между сборами материала. При более частых сборах она возрастает, однако объем работы при этом значительно увеличивается.

[4] Под паузой (Шилова, 1969) мы понимаем период от 6 и более дней, когда листовые зачатки не возникают.

[5] Под квантом понимается цикл метамеров (Серебрякова, 1971) или порция листовых зачатков, которые закладываются за один период роста.

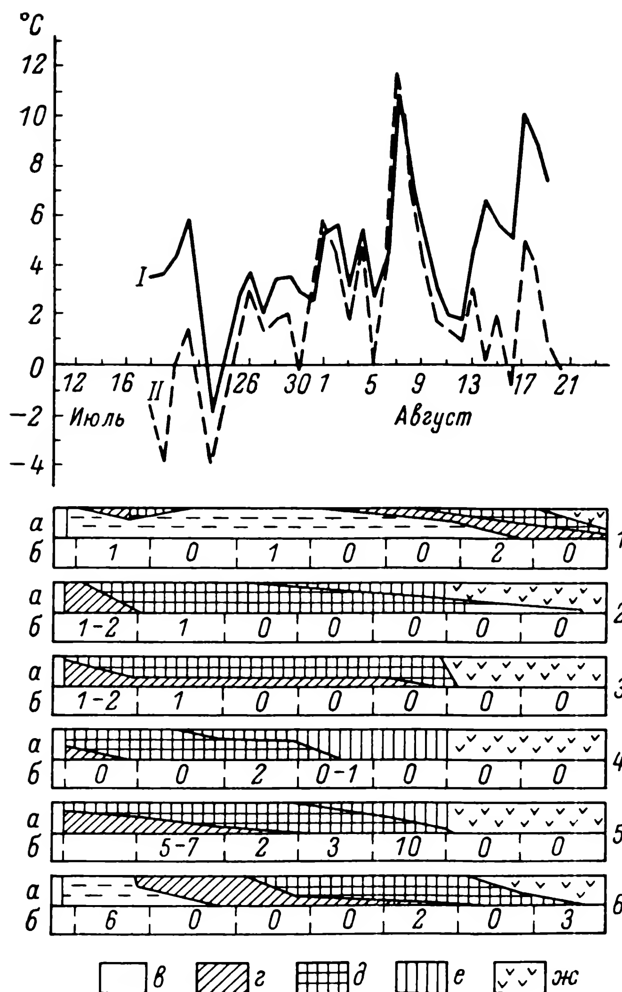


Рис. 1. Заложение зачатков листьев и сезонное развитие *Saxifraga hirculus* L. (*1*), *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. (*2*), *S. nelsoniana* D. Don (*3*), *S. nivalis* L. (*4*), *S. firma* Litw. (*5*) и *S. platysepala* (Trautv.) Tolm. (*6*) в 1973 г.

Ход среднесуточных температур в 1973 г. на высоте 2—5 см от поверхности почвы на нижнем (*I*) и верхнем (*II*) участках.

На оси абсцисс — даты сбора материала; *на оси ординат* — температура; *а* — фенологическое развитие; *б* — число зачатков листьев, заложенных на конусе нарастания за соответствующий период времени; *в* — вегетация; *г* — бутонизация; *д* — цветение; *е* — созревание семян; *ж* — расцвечивание листьев.

духа на уровне верхушек побегов была положительной. Интересно отметить, что период заложения первых зачатков листьев и последовавшая за ним пауза характеризовались сходным температурным режимом. Позднее, в 1-й декаде августа, заложился зачаток еще одного листа. Температура, при которой он образовался, также нерезко отличалась от температуры во время паузы, отмеченной в конце июля. У *S. nelsoniana* паузы начинались несколько раньше, чем у *S. hieracifolia* (рис. 2, *6а*, *5а*), а заложение зачатков листьев, которые появлялись в августе, оказалось приуроченным к более низким температурам.

В 1973 г. заложение первых зачатков листьев у этих видов камнеломок совпало с началом цветения (рис. 1, *2*, *3*) и положительными среднесуточными температурами. Следующий — третий — листовой зачаток появился, очевидно, еще до выпадения снега; после него новые зачатки листьев не возникали на конусе нарастания до следующего года. Важно отметить, что по особенностям органогенеза *S. nelsoniana* близка к *S. hieracifolia*. Растения этих видов различались по продолжительности пауз

и срокам их наступления: у *S. nelsoniana* паузы были более продолжительными. Зачатки листьев у *S. hieracifolia* возникали при более высокой температуре. Для жизнедеятельности меристемы двух рассмотренных видов характерны длинный пластохрон, мелкие кванты и относительно короткий период органогенеза, причем значительная часть этого времени приходится на продолжительные паузы. Часто отмечались паузы, наступление которых не коррелировало с понижением температуры.

У аркто-альпийского вида *S. nivalis* (рис. 1, *4*) органогенез продолжался около 2 недель. К осени на конусе нарастания образовалось 2—3 зачатка листа, пластохрон составлял 3—6 дней. Заложение этих зачатков листьев совпало с цветением, а крайние максимальные и минимальные температуры изменялись при этом от 9 до —2°.

S. firma — вид, широко распространенный в горных районах Арктики и Субарктики. За вегетационный период на конусе нарастания заложились 20—22 листовых зачатка, причем паузы отсутствовали (рис. 2, *3*). Быстро закладывались зачатки листьев в начале вегетации (рис. 1, *5*) в конце 2-й и до середины 3-й декады июля (в среднем через 34 часа), хотя ночная температура опускалась до —5°. Удлинение пластохрона было, очевидно, вызвано последующим значительным понижением температуры. Медленное заложение зачатков листьев (через 2—3 дня), отмеченное в конце июля и начале 1-й декады августа, совпало с цветением и низкой температурой ночью — до —2°. Наиболее быстро закладывались зачатки листьев в конце цветения — в середине 1—начале 2-й декад августа (пластохрон около 14.5 часа), когда среднесуточная температура была положительной, а дневная температура достигала 10 и 19°. Заложение зачатков листьев на конусе нарастания прекратилось с середины августа, когда начались ежедневные ночные заморозки и температура ночью понижалась до —6°. Продолжительность органогенеза, не прерываемого паузами, составляла 24—30 дней; пластохрон был коротким, квант крупным. Положительная корреляция между повышением температуры и темпами заложения зачатков листьев у растений этого вида в июле—августе выявилась отчетливо. При понижении минимальной температуры до —3 и максимальной до 4, 6° скорость заложения зачатков листьев замедлялась до 2—3 дней, при повышении температуры она значительно увеличивалась.

S. platysepala — высокоарктический вид из цикла *Flagellares*, имеющего центральноазиатские связи (Толмачев, 1959). У растений этого вида за вегетационный период на верхушке побега заложилось от 8—11 до 16 зачатков листьев; после заложения 5—6 листьев отмечалась 12—16-дневная пауза.

В 1972 г. первые зачатки листьев у *S. platysepala* появились на конусе нарастания в июле; во 2-й и 3-й декадах июля они закладывались быстро (рис. 2, *4a*) — пластохрон был около 30 час. Период быстрого заложения зачатков листьев совпал с наиболее благоприятными погодными условиями и бутонизацией растений. В связи с относительно благоприятными условиями и положительными среднесуточными температурами в 3-й декаде июля интенсивный органогенез продолжался до начала августа. После заложения 5—6 зачатков листьев в начале августа началась пауза, которая продолжалась около 2 недель. В начале паузы среднесуточная температура была только на 1° ниже, чем в 3-й декаде июля, и колебалась от 2 до 10°. Заложение зачатков листьев возобновилось во 2-й декаде августа. Образование этих зачатков листьев происходило примерно при таких же температурах, как и во время паузы; амплитуда суточной температуры была от 0 до 5°, однако пластохрон опять был коротким — около 24—36 час. В конце 2-й декады августа зачатки листьев закладывались через 4 дня.

В 1973 г. в фазу вегетации во 2-й декаде июля зачатки листьев закладывались быстро (рис. 1, *6*) — в среднем через 28 час. В 3-й декаде июля наступило резкое похолодание, в связи с чем заложение новых листовых зачатков прекратилось раньше, чем это наблюдалось в 1972 г. (рис. 2,

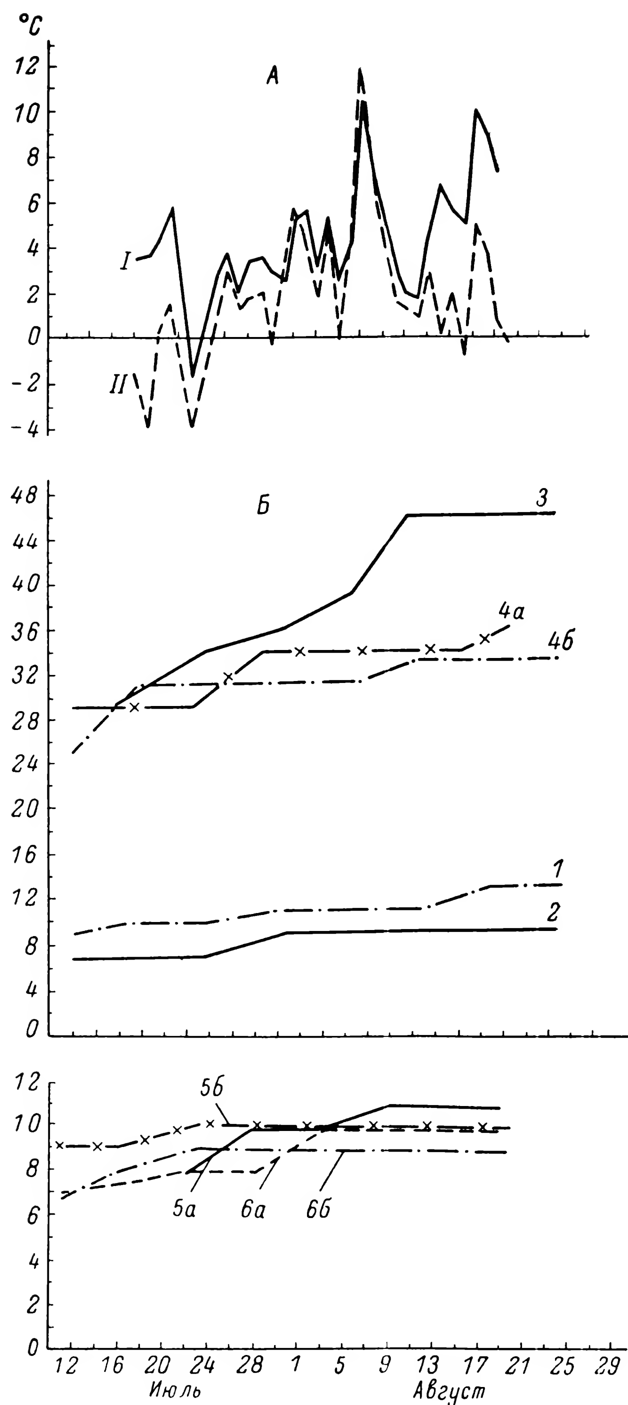


Рис. 2. Ход заложения зачатков листьев в течение вегетационного сезона у *Saxifraga hirculus* L. (*1*), *S. nivalis* L. (*2*), *S. firma* Litw. (*3*), *S. platysepala* (Trautv.) Tolm. (*4а*, *4б*), *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. (*5а*, *5б*) и *S. nelsoniana* D. Don (*6а*, *6б*).

Ход среднесуточных температур в 1973 г. (*А*) на высоте 2—5 см от поверхности почвы на нижнем (*I*) и верхнем (*II*) участках.

На оси ординат: *А* — температура, *Б* — число зачатков листьев: *4а*, *5а*, *6а* — 1972 г.; *1*, *2*, *3*, *4б*, *5б*, *6б* — 1973 г.

4а, 4б). Пауза совпала сначала со значительным понижением температуры, а затем с началом цветения и была длительной. В конце 1-й декады августа в 1973 г. органогенез возобновился — заложилось еще 2 листа, пластохрон которых составлял 3 дня. Они образовались во время массового цветения данного вида при повышении дневной температуры до 10° (на уровне верхушек побегов). В конце цветения — во 2-й декаде августа — образовались еще 3 листовых зачатка. В целом жизнедеятельность меристемы *S. platysepala* характеризовалась крупными квантами, коротким пластохроном и довольно продолжительным периодом органогенеза (36—42 дня), включая паузы. Перед первой паузой заложились 5—6 листовых зачатков, что соответствует одному кванту; в июле—августе образовались листовые зачатки, составляющие два кванта; зачатки листьев появлялись только при положительных среднесуточных температурах.

Таким образом, у всех видов камнеломок периоды наибольшей активности меристемы были выявлены в начале или в конце цветения и в большинстве случаев они совпадали с более высокими среднесуточными температурами. В связи с выпадением снега и наступлением периода отрицательной среднесуточной температуры (в 3-й декаде июля) образование новых зачатков листьев временно приостановилось у *S. hirculus* и *S. platysepala* и прекратилось до весны следующего года у *S. hieracifolia*, *S. nelsoniana* и *S. nivalis*. У этих видов заложение зачатков листьев с пластохроном в 3—7 дней чередовалось с 7—12-дневными интервалами, в течение которых новые листья не появлялись. Некоторые паузы наступали при значительном понижении температуры, однако у многих видов были отмечены также паузы, не связанные с понижением температуры. Наступление их регулировалось, по-видимому, эндогенно. Жизнедеятельность меристемы этих растений можно рассматривать как аритмичную по сравнению с ритмичной (непрерывной) у *S. firma*. Только у растений этого вида зависимость между скоростью заложения зачатков листьев и температурой была выражена отчетливо.

Исследование скорости и продолжительности заложения зачатков листьев у видов камнеломок, проведенное в течение полярного лета на о. Врангеля, показало, что органогенез растений одного и того же вида (*S. hieracifolia*, *S. nelsoniana*, *S. platysepala*) в годы, различающиеся погодными условиями, а также у растений разных видов в пределах секции и видов из разных секций (*S. hieracifolia*, *S. nelsoniana*, *S. hirculus*; *S. platysepala* и *S. firma*), сходных по типу ареала, выражается более или менее сходными кривыми. Однако зависимость между органогенезом и типом ареала, по всей вероятности, не прямая. Ритм и темпы заложения зачатков листьев, по-видимому, находятся в связи не столько с условиями на протяжении современных ареалов тех или иных видов, сколько с эколого-географическими условиями, в которых растения этих видов формировались в филогенезе.

Циркумполярные аркто-альпийские, арктическо-субарктический и высокоарктический виды камнеломок отличаются активностью меристемы. У высокоарктического вида *S. platysepala*, а также у арктическо-субарктического *S. firma* на верхушке побега к осени закладывается много зачатков листьев; листья возникают при более низких температурах, чем у других видов камнеломок; пластохрон короткий, кванты крупные. Заложение зачатков листьев у *S. firma* происходит быстро (пластохрон короткий) и непрерывно. У *S. platysepala* органогенез более продолжительный, листья образуются медленнее и при более высокой температуре, чем у *S. firma*; периоды их заложения чередуются с паузами; заложение зачатков листьев прекращается при среднесуточных отрицательных температурах. Ритмика жизненных процессов у этих видов, особенно у *S. firma*, более «пригнана» к жесткому температурному режиму Арктики, чем у других видов, а короткий вегетационный период с низкими

температурами используется ими продуктивнее. Тип органогенеза (число листовых зачатков, заложенных за лето, скорость и продолжительность их возникновения), встречающийся у *S. firma*, представляется одним из наиболее адаптированных в условиях Арктики. По особенностям органогенеза микрофильные виды камнеломок сходны с некоторыми представителями *Ericaceae* (Шилова, 1967). Сравнение процесса заложения органов у арктическо-субарктического и высокоарктического видов камнеломок позволяет высказать предположение о том, что этот тип органогенеза первично формировался в более умеренных широтах в верхних поясах гор. Изменение скорости заложения зачатков листьев в сторону ее снижения, наблюдаемое у более молодых элементов флоры Арктики, произошло, вероятно, в более поздний период.

Адаптация розеткообразующих аркто-альпийских и арктического видов камнеломок с более крупными листьями к условиям Арктики шла в другом направлении. У этих видов пластохрон длинный, кванты мелкие, за лето закладывается мало зачатков листьев, период заложения зачатков листьев наиболее короткий у *S. nivalis*, более продолжительный — у *S. hirculus*. Органогенез, свойственный аркто-альпийским видам, осуществляется при более высокой температуре. Часто возникают паузы, наступление которых не связано с понижением температуры. Считается, что в жестких условиях Арктики тепло является лимитирующим и в конечном счете решающим фактором. По данным Серенсена (Sørensen, 1941), ритм развития растений Гренландии тесно связан с климатическими условиями. В связи с этим интересно, что на о. Врангеля зависимость между изменением температуры воздуха на уровне почек и верхушек побегов и скоростью заложения зачатков листьев на конусе нарастания выражена довольно слабо и отмечена не у всех исследованных видов. Многие особенности органогенеза можно объяснить только экологическими условиями, в которых эти виды формировались в эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1964). Арктические тундры СССР. — Артюшенко З. Т., С. Я. Соколов. (1955). Формирование почек и рост годичных побегов у некоторых древесных пород. Тр. БИН АН СССР, VI, 4. — Городков Б. Н. (1958). Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере о. Врангеля. Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 3. — Грудзинская И. А. (1959). О периодичности развития (побегообразование у дуба). Сб. работ по материалам съезда ВБО 9—15 мая 1957 г. — Грудзинская И. А. (1974). О гетеробластном развитии *Ulmus*. Бот. ж., 59, 8. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Сипливинский В. Н. (1971). Азиатские камнеломки секции *Trachyphyllum* Gaud. Нов. сист. высш. раст., 8. — Скиткина А. А. (1974). Морфо-биологические особенности видов рода *Saxifraga* L. Кольского полуострова. Автореф. канд. дисс. Л. — Тихменев Е. А. (1974). Антэкология арктической тундры острова Врангеля. Автореф. канд. дисс. Л. — Толмачев А. И. (1959). О *Saxifraga flagellaris* Willd. и родственных ей видах камнеломок. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, XIX. — Шилова Н. В. (1962). Темп и ритм формирования элементов вегетативной почки у некоторых *Andromedoideae* (Drude) E. Busch. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21, 4. — Шилова Н. В. (1967). Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера. — Шилова Н. В. (1969). Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* L. Бот. ж., 54, 8. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Hultén E. (1971). The circumpolar plants. II. Dicotyledons. — Sørensen Th. (1941). Temperature relation and phenology of the north-east Greenland flowering plants. Medd. øm Grønland. 125, 9. København.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1975.

SUMMARY

The rate of leaf initiation and the organogenesis duration have been studied in 6 species of *Saxifraga* L. throughout polar summer periods of 1972 and 1973. It has been shown, that organogenesis in plants of the same species during years with differing climatic conditions, as well as that in plants from closely related species and with similar type of distribution area are described by similar leaf initiation curves. The circumpolar arcto-alpine (*Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit., *S. nivalis* L.), circumpolar high arctic (*S. platysepala* (Trautv.) Tolm.) and subendemic arcto-subarctic (*S. firma* Litw.) species of *Saxifraga* differ in the number of leaf primordia, which initiate in the shoot apex during the vegatative period, in plastochrone and in the length of the organogenesis period. Correlation between the rate of leaf initiation and the climatic conditions is clearly traced in *S. firma* only. The different patterns of leaf initiation can be explained only by different ecological and geographical conditions in the course of the evolution of these species. Some trends of adaptation of *Saxifraga* species to Arctic conditions are discussed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51 (018) 005 : 581.524.4

Ю. Н. Нешатаев

ПРОСТЕЙШИЕ АЛГОРИТМЫ ДЛЯ ВЫЧИСЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА МЕЖВИДОВОЙ СОПРЯЖЕННОСТИ БРАВЭ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

YU. N. NESHATAEV. THE SIMPLIEST ALGORYTHMS FOR CALCULATING THE BRAVE INTERSPECIFIC CORRELATION COEFFICIENT FOR THE PURPOSE OF VEGETATION CLASSIFICATION

Рассматриваются методы вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ. Приведены простейшая рабочая формула и вспомогательные вычислительные таблицы. Разработана номограмма, позволяющая быстро определять значение коэффициентов для целей классификации.

Развитие количественных методов в геоботанике идет быстрыми темпами, хотя математический аппарат редко использовался для целей классификации фитоценозов. В настоящее время геоботаники начинают все чаще прибегать к использованию электронно-вычислительных машин (ЭВМ) для обработки массовых данных. Однако система ввода и вывода информации в существующих и наиболее распространенных теперь машинах достаточно сложна; она занимает много времени по сравнению с самими счетными операциями, проводимыми часто по сравнительно простым формулам, но с огромным числом повторений этих расчетов. Кроме того, с самой ЭВМ должен иметь дело специально подготовленный программист-математик, который не всегда понимает существо поставленной задачи и тем более конечный ее результат (Растригин, Альтман, 1971).

Можно видеть большой прогресс в том, что создатели современных ЭВМ главное внимание стали уделять не разработке новых быстродействующих конструкций, а усовершенствованию таких систем ввода и вывода информации, которые позволили бы самому ученому общаться с машиной и вести с ней разговор на языке, в одинаковой мере понятном обеим сторонам (телетайп, электронно-лучевая трубка, световое табло и т. п.).

Но в современной фитоценологии еще мало задач, которые требовали бы сложного математического решения. Наиболее распространены простые арифметические расчеты различных коэффициентов (межвидовой сопряженности, сходства, регрессии и др.). Эти задачи часто решаются с использованием простейших формул, но с применением большого числа однотипных расчетных операций. По своей сути эти задачи приближаются к решению инженерных задач. Это сходство связано еще и с тем, что конечные результаты таких расчетов не являются очень точными, так как требование точного расчета в таких случаях часто лишено смысла, поскольку при сборе геоботанического материала допуски в точности учета очень велики. Кроме того, сами вычисляемые коэффициенты используются далее лишь для довольно грубого выделения либо плеяд взаимосопряженных видов, либо групп сходных описаний фитоценозов, т. е. «размытых

множеств» с точки зрения топологии (Сёмкин, 1972). Вот почему для решения таких задач необходимы разработка простейших в техническом отношении формул и алгоритмов, а также широкое использование номографического метода.

Метод номограмм — один из наиболее удобных методов, предлагаемых прикладной математикой, и в ряде случаев более экономичный, чем методы аналитических вычислений и табулирования.

Номография — быстро развивающаяся область математики, в которой рассматривается теория построения номограмм — особых чертежей, служащих для решения различных уравнений (А. Глаголев, 1959; Н. Глаголев, 1961). Особого внимания для наших целей заслуживают инженерные цепные номограммы с прямолинейными шкалами, теория, расчет и построение которых достаточно полно изложены Г. И. Тер-Степаняном (1965). Существует мнение, что в век космических кораблей и ЭВМ потребность в номограммах не отпадает, а построение их по мере усложнения решаемых задач постепенно должно переходить в создание номографических приборов (Н. Глаголев, 1961). Для экологии и геоботаники особенно необходимы именно такие приборы для работы в полевых условиях. В наше время не случайно номограммы нашли широкое применение в лесной таксации и лесоустройстве (Анучин, 1971). Для геоботаников представляет интерес также номограмма, созданная Д. Смитом для вычисления критерия согласия χ^2 (хи-квадрат) в экологических целях (Smith, 1972).

При изучении среднерусских лесостепных дубрав и луговых степей нами широко применялся коэффициент взаимной сопряженности Бравэ (Чупрова) для целей классификации фитоценозов (Нешатаев, 1967, 1968а, б, 1969, 1971а). Преимущество этого коэффициента по сравнению с широко используемым для той же цели коэффициентом Коула (Миркин, 1967) нами показано в специальной статье (Нешатаев, 1971б). Обычно коэффициент Бравэ (или редуцированный коэффициент корреляции) вычисляют по известной формуле (см. Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969)

$$K = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}},$$

где a, b, c, d — соответствующие клетки тетрахорической решетки (Рокицкий, 1967). Однако для вычислений непосредственно по этой формуле, когда для определения величин a, b, c, d используют перфорированные карты (Нешатаев, 1968а), приведенная формула мало удобна. Незначительно меняет дело и вычисление этого коэффициента через формулу, связывающую его с критерием согласия $K = \sqrt{\chi^2/n}$, так как необходимо вычисление суммы четырех значений χ^2 соответственно клеткам решетки.

Нами предлагается более простая рабочая формула для расчета коэффициента взаимной сопряженности видов, выведенная из обычной формулы. Если обозначить клетки решетки, заполняемые цифрами при обработке массива описаний (перфокарт), следующим образом

Вид А

Вид В	+	—	Σ
+	a		M_1
—			$\bar{M}_1$
Σ	M_2	$\bar{M}_2$	N

где a — число совместных встреч видов А и В; M_1 и M_2 — число описаний с видами А (M_2) и В (M_1); $\bar{M}_1$ и $\bar{M}_2$ — число описаний без этих видов;

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость видов травостоя в дубраве Шипов лес
(по данным 189 геоботанических описаний)

№	Вид	Число встреч	Встречаемость, %	№	Вид	Число встреч	Встречаемость, %
1	*Stellaria holostea*	177	94	15	*Lysimachia nummularia*	80	42
2	*Aegopodium podagraria*	168	89	16	*Astragalus glycyphyllus*	79	39
3	*Geum urbanum*	156	83	17	*Dactylis glomerata*	57	30
4	*Orobus vernus*	150	79	18	*Urtica dioica*	53	28
5	*Viola mirabilis*	143	76	19	*Asperula odorata*	52	27
6	*Carex pilosa*	136	72	20	*Convallaria majalis*	50	26
7	*Asarum europaeum*	234	71	21	*Brachypodium sylvaticum*	50	26
8	*Glechoma hirsuta*	128	68	22	*Campanula trachelium*	46	25
9	*Pulmonaria obscura*	119	63	23	*Mercurialis perennis*	45	24
10	*Viola suavis*	103	55	24	*Moehringia trinervia*	40	21
11	*Carex spicata*	94	50	25	*Rubus caesius*	39	21
12	*Carex rhizina*	86	46	26	*Veronica chamaedrys*	39	21
13	*Galium aparine*	86	46				
14	*Torilis japonica*	85	45				

Примечание. Названия видов растений здесь и далее приведены по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

Табл. 1 представляет собой фрагмент полного списка, включающего 81 вид.

N — общее число описаний в исследуемом массиве; тогда $\bar{M}_1 = N - M_1$; $\bar{M}_2 = N - M_2$. После несложных преобразований коэффициент взаимной сопряженности может быть записан так

$$K = \frac{aN - M_1 M_2}{\sqrt{M_1 \bar{M}_1}\,\sqrt{M_2 \bar{M}_2}}.$$

При вычислении по этой формуле сокращается число операций, так как N — величина, постоянная для всего массива, а M_1 и $\bar{M}_1$ постоянны для всей серии коэффициентов сопряженности одного вида с остальными. При этом процедура вычисления коэффициента может быть упрощена после выполнения ряда подготовительных операций — составления вспомогательных таблиц:

1) таблицы частоты встреч (константности) видов в изученном массиве описаний (перфокарт);

2) таблицы исходных расчетных данных для отобранных к анализу видов — число описаний, где встречен вид M_1, число описаний, где он

ТАБЛИЦА 2

Исходные расчетные данные для анализа отобранных видов
(№№ 10—19 с константностью от 27 до 60%)

№		Вид	Число описаний		Корень квадратный из произведения этих величин $\sqrt{M\bar{M}}$
новый	старый		с видом M	без него $\bar{M}$	
1	10	*Viola suavis*	103	86	94
2	11	*Carex spicata*	94	95	94
3	12	*Carex rhizina*	86	103	94
4	13	*Galium aparine*	86	103	94
5	14	*Torilis japonica*	85	104	94
6	15	*Lysimachia nummularia*	80	109	93
7	16	*Astragalus glycyphyllus*	79	110	93
8	17	*Dactylis glomerata*	57	132	87
9	18	*Urtica dioica*	53	136	84
10	19	*Asperula odorata*	52	137	84

ТАБЛИЦА 3

Матрица чисел совместных встреч видов (a) и их произведений на число описаний в массиве (aN)

№	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	*Viola suavis*	1	61	29	51	57	51	49	18	41	41
2	*Carex spicata*	11529	2	32	40	46	44	44	21	25	25
3	*Carex rhizina*	5481	6048	3	33	21	27	35	50	1	3
4	*Galium aparine*	9639	7560	6237	4	50	35	35	18	29	26
5	*Torilis japonica*	10773	8694	3969	9450	5	45	35	18	36	27
6	*Lysimachia nummularia*	9639	8316	5103	6993	8505	6	33	21	32	32
7	*Astragalus glycyphyllus*	9261	8316	6615	6615	6615	6237	7	27	21	24
8	*Dactylis glomerata*	3402	3969	9450	3402	3402	3969	5108	8	2	4
9	*Urtica dioica*	7749	4725	189	5481	6804	6804	3969	378	9	32
10	*Asperula odorata*	7749	4725	567	4914	5103	6048	4536	756	6048	10

отсутствовал ($\bar{M}_1$) — «негативная встречаемость»; корень квадратный из произведения этих величин ($\sqrt{M_1\bar{M}_1}$);

3) матрицы чисел совместных встреч видов (a) и их произведений на общее число описаний (aN);

4) матрицы произведений числа встреч обоих видов в массиве (M_1M_2), числа встреч вида на его «негативную встречаемость» ($M_1\bar{M}_1$ и $M_2\bar{M}_2$) и величин квадратных корней из последних ($\sqrt{M_1\bar{M}_1}\sqrt{M_2\bar{M}_2}$).

Все данные из этих таблиц затем удобно записывать в специальных рамках, которые можно заранее напечатать в тетради с помощью самодельной печатки с вырезанными на ней клетками.

В качестве примера ниже приводятся таблицы, составленные на основе обработки массива 189 описаний (перфокарт) дубняков, сделанных в 1965 г. в Козловском лесничестве Бутурлинского лесхоза (Шипов лес) Воронежской области.

Так, например (см. табл. 2—4), для пары видов *Carex rhizina* (3) и *Dactylis glomerata* (8) запись исходных величин для вычисления коэффициента сопряженности будет выглядеть следующим образом

$a\ N$ 9450	3.8 — номера анализируемых видов
$M_1\ M_2$ 4902	
Разность 4548	8178 $\sqrt{M_1\bar{M}_1}\ \sqrt{M_2\bar{M}_2}$
	0.55 K — коэффициент

После вычисления по приведенной выше рабочей формуле всех коэффициентов сопряженности составляется сводная таблица коэффициентов в виде полуматрицы, где анализируемые виды и их коэффициенты располагаются в порядке вычисления (табл. 5). Вычисление суммы отрицательных и положительных коэффициентов (связей), а также общей суммы их позволит в дальнейшем наметить центры будущих плеяд взаимосопряженных видов.

С целью выявления групп взаимосопряженных видов (плеяд) составляется рабочая таблица для сортировки всех коэффициентов по типу связи (положительная или отрицательная) и по уровню связи, т. е. по уровню сечения корреляционного цилиндра (по П. В. Терентьеву, 1959). На основе такой таблицы (табл. 6) составляется граф распределения видов

ТАБЛИЦА 4

Матрица произведений числа описаний с наличием видов (M_1M_2) (верхняя половина матрицы) и произведений величин квадратных корней из произведений числа описаний с наличием вида и без него ($\sqrt{M_1\bar{M}_1}$ $\sqrt{M_2\bar{M}_2}$ — нижняя половина матрицы)

№	Вид	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		$M\bar{M}$ / $\sqrt{M\bar{M}}$	103	94	86	86	85	80	79	57	53	52
1	*Viola suavis*	94	1	9682	8858	8858	8755	8240	8137	5871	5459	5356
2	*Carex spicata*	94	8836	2	8084	8084	7990	7520	7426	5358	4982	4888
3	*Carex rhizina*	94	8836	8836	3	7396	7310	6880	6794	4902	4558	4472
4	*Galium aparine*	94	8836	8836	8836	4	7310	6880	6794	4902	4558	4472
5	*Torilis japonica*	94	8836	8836	8836	8836	5	6880	6715	4845	4505	4420
6	*Lysimachia nummularia*	93	8742	8742	8742	8742	8742	6	6320	4560	4240	4160
7	*Astragalus glycyphyllus*	93	8742	8742	8742	8742	8742	8649	7	4503	4187	4108
8	*Dactylis glomerata*	87	8278	8178	8178	8178	8178	8091	8091	8	3021	2964
9	*Urtica dioica*	84	7896	7896	7896	7896	7896	7812	7812	7308	9	2756
10	*Asperula odorata*	84	7896	7896	7896	7896	7896	7812	7812	7308	7056	10

ТАБЛИЦА 5

Матрица коэффициентов сопряженности, первый вариант группировки

№	Вид	1	2	3		5	6	7	8	9	10
1	*Viola suavis*	1									
2	*Carex spicata*	17	2								
3	*Carex rhizina*	38	23	3							
4	*Galium aparine*	08	06	07	4						
5	*Torilis japonica*	21	08	38	24	5					
6	*Lysimachia nummularia*	16	09	20	01	19	6				
7	*Astragalus glycyphyllus*	13	10	02	01	01	01	7			
8	*Dactylis glomerata*	30	16	55	18	18	07	07	8		
9	*Urtica dioica*	29	03	55	12	29	23	03	36	9	
10	*Asperula odorata*	30	02	50	05	08	24	04	30	47	10
	Сумма отрицательных связей	68	48	223	32	57	28	12	155	97	80
	Сумма положительных связей	134	29	55	47	109	92	34	62	93	120
	Общая сумма	202	77	278	79	166	120	46	217	190	200
	Порядковый номер вида по величине связей	3	9	1	8	6	7	10	2	5	4

Примечание. Коэффициенты сопряженности в таблице представлены в матричном виде. Нули и запятые не указаны, так как все коэффициенты умножены на 100, знак минус поставлен не впереди отрицательного числа, а под ним. Достоверные коэффициенты отмечены при уровне значимости $p = 0.01$ в полных квадратах, при $p = 0.05$ — в половинах квадратов. По диагонали помещены номера видов.

по плеядам (рис. 1), который в свою очередь позволяет распределить виды в порядке их взаимных связей в окончательной матрице коэффициентов сопряженности (табл. 7). У выявленных плеяд взаимосопряженных видов намечаются виды с максимальным числом положительных связей в пределах плеяды; в дальнейшем они используются для разбиения всего

ТАБЛИЦА 6

Распределение коэффициентов сопряженности по уровням коррелящионного цилиндра

Уровни сечения	Пары сопряженных видов (номера): положительно	Пары сопряженных видов (номера): отрицательно
Выше 0.55	3—8	3—9 3—10
0.40—0.49	9—10	
0.30—0.39	1—10	1—8 8—9 8—10 3—5
0.20—0.29	1—5 1—9 4—5 5—9 6—9 6—10	1—3 2—3 3—6
0.14—0.19	1—2 1—6 5—6	2—8 4—8 5—3

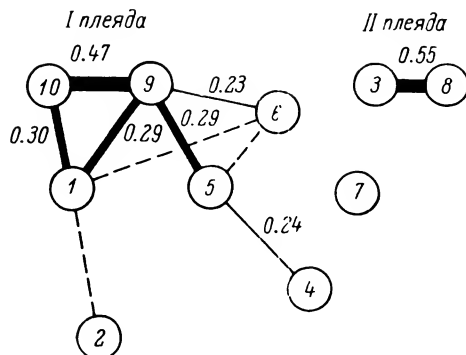


Рис. 1. Граф распределения видов дубравы Шипов лес по плеядам на основе достоверных коэффициентов контингенции (*цифры* возле линий связи).

Номера видов в кругах соответствуют порядку расположения их в табл. 5, *ширина связей* (линий) — значимости коэффициента контингенции; *штриховые линии* — связи при уровне значимости $P=0.05$.

массива описаний (перфокарт) на группы сообществ с преобладанием этих руководящих видов плеяд. Выделенные таким образом типы сообществ хорошо соответствуют главнейшим типам экотопов на изученной территории и часто близки по объему ассоциациям в смысле Браун-Бланке (Нешатаев, 1968а, б, 1971а, б).

В связи с тем, что объем вычислений коэффициентов при большом числе видов бывает очень большим (даже для современных ЭВМ), возникает необходимость отбора из всех встреченных в исследованных сообществах видов лишь наиболее информативных и важных в классификационном отношении. Такой отбор совершенно необходим при первичной сорти-

ТАБЛИЦА 7

Матрица коэффициентов сопряженности, окончательный вариант

Плеяды	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	*Viola suavis*	1									
	Asperula odorata	30	2								
	Urtica dioica	29	47	3							
	Torilis japonica	21	08	29	4						
	Lysimachia nummularia	16	24	23	19	5					
	Galium aparine	05	08	12	24	01	6				
	Carex spicata	17	02	03	08	09	06	7			
	Astragalus glycyphyllus	13	04	08	01	01	01	10	8		
II	*Dactylis glomerata*	30	30	36	18	07	18	16	07	9	
	Carex rhizina	38	50	55	38	20	07	23	02	55	10

I — плеяда видов неморальных дубрав, сильно нарушенных рубками и пастьбой скота (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8). II — плеяда видов солонцовых дубрав (9, 10).

ровке описаний по типам сообществ в процессе рекогносцировочного исследования. При отборе видов для анализа на взаимную сопряженность следует учитывать следующие моменты:

а) виды с низкой встречаемостью (константностью) (ниже 5—10%) обычно дают мало достоверные коэффициенты, особенно при малом числе описаний, хотя в ряде случаев могут иметь высокое индикаторное значение;

б) виды с высокой встречаемостью (более 60%) мало подходят для разделения массива описаний (перфокарт), так как весьма обычны для большинства описаний;

в) наибольшую ценность для расчленения совокупности описаний (перфокарт) на типы представляют виды со встречаемостью от 10 до 60%.

Как показывает анализ многих сообществ, таких видов бывает сравнительно немного, что позволяет заметно сократить объем вычислений без большого ущерба для целей классификации.

В итоге обработки описаний Шипова леса по приведенным алгоритмам все 189 описаний были разбиты на две большие группы, наиболее резко отличные друг от друга по условиям местоположения: 1) дубняки снытевые и их производные на ровных участках приводораздельного плато, часто с хорошо развитым подлеском из лещины *Corylus avellana*, с участием ясеня и липы в составе древостоя (плеяда видов *Asperula odorata — Urtica dioica*); 2) дубняки осоковые с их производными на сухих склонах, где господствует *Carex pilosa*, а важными индикаторными видами выступают *C. rhizina* и *Dactylis glomerata* — показатели осветленных и сухих местоположений с остаточно-осолоделыми почвами. В пределах этих 2 групп можно наметить подгруппы разного ранга, которые отражают более мелкие различия в условиях местоположения. Следует также отметить, что значительная часть описаний занимает промежуточное положение между 2 большими группами, так как в них встречаются виды разных плеяд, соотношение между которыми может быть различным. Такие промежуточные описания распределяются уже с учетом фитоценотической роли видов различных плеяд.

Хотя выше была приведена достаточно простая формула для вычисления коэффициента сопряженности, однако еще быстрее можно определять величины этого коэффициента, используя специально составленную номограмму (рис. 2). Вычисления при этом совсем отпадают. Входными данными для номограммы являются: а) величина a (число совместных встреч видов); б) встречаемость первого вида во всем массиве описания M_1 и в) встречаемость второго вида в этом же массиве M_2. Все показатели (a, M_1, M_2) предварительно выражаются в процентах от общего числа описаний (N), используемых для анализов, что значительно упрощает пользование номограммой.

В качестве примера определения коэффициента сопряженности можно взять пару видов (*Dactylis glomerata* — M_1 и *Carex rhizina* — M_2, для которых $a=50$ или 26.5%; $M_1=57$ или 30.0%, $M_2=86$ или 45.5% и $N=$ $=189$ или 100.0%. Последовательное прикладывание прозрачной целлулоидной линейки к булавкам, воткнутым на соответствующих местах линий номограммы, дает возможность найти значение коэффициента $K=$ $=0.55$. Так, в нашем случае на первой вертикальной линии номограммы откладываем величину встречаемости ежи сборной $M_1=30\%$ и втыкаем здесь булавку. То же самое делаем на наклонной линии с величиной $M_2=46\%$ (встречаемость осоки корневищной). Прикладывая прозрачную линейку к этим точкам, находим место пересечения со второй вертикальной линией, где также устанавливается булавка, но результат не считывается. Далее находится и закрепляется булавкой точка на третьей вертикали, где откладывается величина совместной встречаемости испытуемой пары видов $a=27\%$. Опять прикладываем линейку к этим двум точкам (на второй «немой» и на третьей вертикали) и находим точку пересечения с левой гранью прямоугольника. Ставим здесь булавку. Таким образом находится, но не считывается величина числителя приведенной выше рабочей формулы.

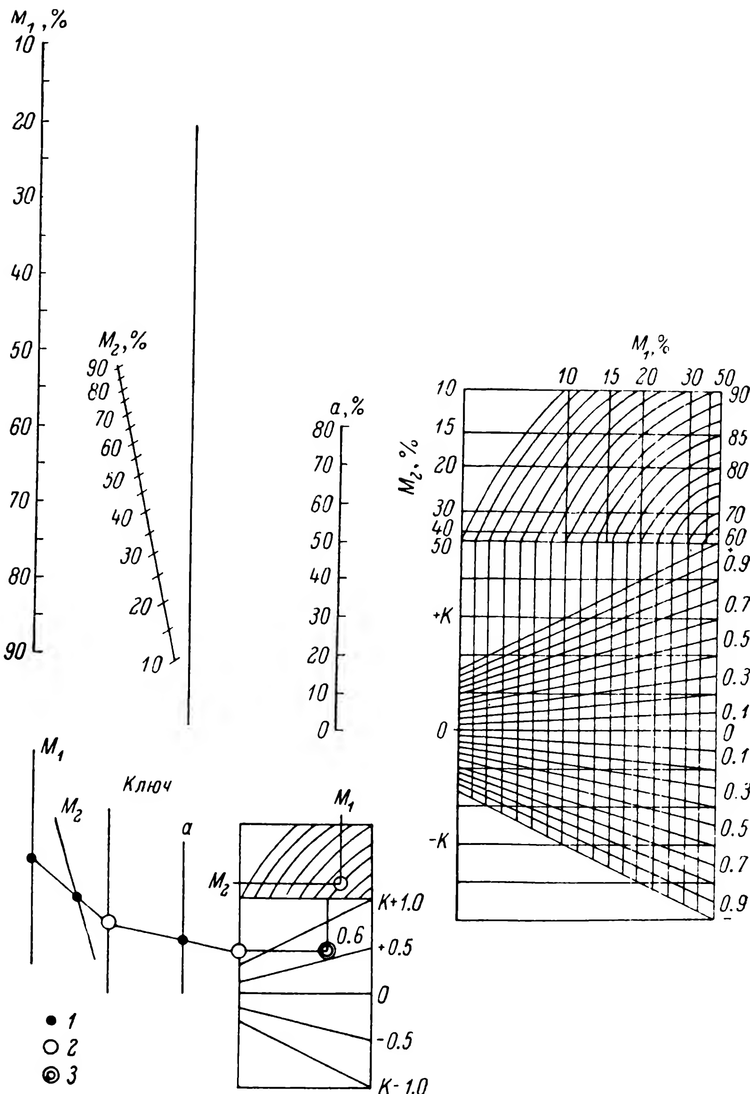


Рис. 2. Номограмма для вычисления коэффициента контингенции Бравэ с помощью упрощенной формулы Ю. Н. Нешатаева с использованием числа совместных встреч анализируемых видов (a) и чисел встреч каждого из видов (M_1 и M_2) в массиве описаний в процентах от общего числа описаний.

1 — исходные данные, 2 — ответные данные (не считываются), 3 — результат.

Для определения величины знаменателя этой формулы необходимо снова найти величины встречаемости обоих видов (M_1 и M_2) на верхней горизонтальной (M_1) и левой вертикальной сторонах прямоугольника. При этом надо учесть, что величинам встречаемости выше 50% соответствуют значения, равные величине 100 — M. Например, встречаемость вида равна 70%, находим дополнительную до 100% величину, равную 30%. Величины более 50% показаны на правой стороне прямоугольника. Найдя пересечение вертикальных и горизонтальных линий от величин M_1 и M_2 на дугообразных кривых в верхней половине прямоугольника, спускаемся по соответствующей дуге до нижней горизонтальной линии; отсюда опускаем вертикаль до пересечения с горизонтальной линией, идущей от точки, найденной при определении величины числителя формулы и закрепленной булавкой на левой стороне прямоугольника. Эта точка пересечения линий дает возможность определить величину коэффициента сопряженности по положению между наклонными линиями,

обозначающими величину этого коэффициента в десятых долях. Оценки коэффициента даны на правой стороне нижней половины прямоугольника.

Прилагаемый к номограмме ключ схематически показывает весь описываемый порядок определения величины коэффициента. Следует лишь заметить, что на номограмме величина коэффициента определяется с большей погрешностью по сравнению с вычислением ее по формулам, но для целей классификации этим вполне можно пренебречь.

Таким образом, упрощенная рабочая формула и описанный порядок расчетов (алгоритм) позволяют еще более экономичным, хотя и менее точным способом определять коэффициент сопряженности Бравэ и использовать его для целей классификации растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Анучин Н. П. (1971). Лесная таксация. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Глаголев А. А. (1959). Номография для школьника. — Глаголев Н. А. (1961). Курс номографии. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Миркин Б. М. (1967). «Блок-метод» выделения растительных ассоциаций. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — Нешатаев Ю. Н. (1967). Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — Нешатаев Ю. Н. (1968а). Опыт применения перфорированных карт с краевой перфорацией для анализа сообществ лесостепных дубрав. Бот. ж., 53, 4. — Нешатаев Ю. Н. (1968б). Применение статистических методов при геоботаническом изучении лесостепных дубрав. В кн.: Ботаника, 10. Минск. — Нешатаев Ю. Н. (1969). Корреляционный анализ видового состава фитоценозов лесостепных дубрав «Лес на Ворскле». Тр. совещ. по применению математич. методов в биологии, IV. — Нешатаев Ю. Н. (1971а). Изучение сопряженности видового состава растительных сообществ как метод выявления экологических и географических связей. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 77—80. — Нешатаев Ю. Н. (1971б). О применении коэффициентов межвидовой сопряженности и методах обработки геоботанических материалов. Бот. ж., 56, 12. — Растригин Л. А., А. З. Альтман. (1971). Диалог человек—машина в геоботанике для ЭВМ «Минск-23». Инструкция. Рига. — Рокицкий П. Ф. (1967). Биологическая статистика. — Сёмкин Б. И. (1972). Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств. В кн.: Информационные методы в системах управления, измерений и контроля. Владивосток. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биол., 2. — Тер-Степанян Г. И. (1965). Инженерные цепные номограммы с прямолинейными шкалами (теория, расчет, построение). — Smith D. B. (1972). A chi-squared nomogram. Ecology, 55, 3.

Ленинградский государственный университет.

Получено 8 V 1975.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.527.5 (252.51) [582.734+582.738] (574)

И. Н. Сафронова

АРЕАЛЫ СТЕПНЫХ КУСТАРНИКОВ ИЗ РОДА *SPIRAEA* L. (СЕМ. *ROSACEAE* JUSS.) И РОДА *CARAGANA* LAM. (СЕМ. *FABACEAE* LINDL.) И СООБЩЕСТВА С ИХ УЧАСТИЕМ НА ТЕРРИТОРИИ КАЗАХСКОГО МЕЛКОСОПОЧНИКА

I. N. SAFRONOVA. THE AREAS OF STEPPE SHRUBS FROM GENERA *SPIRAEA* L. (FAMILY ROSACEAE JUSS.) AND *CARAGANA* LAM. (FAMILY *FABACEAE* LINDL.) AND COMMUNITIES WITH THEIR PARTICIPATION ON THE TERRITORY OF KAZAKHSTAN HILL-LAND

Для растительного покрова Казахского мелкосопочника очень характерны сообщества с участием степных кустарников из родов *Spiraea* L. и *Caragana* Lam. — кустарниковые степи, полузаросли и заросли. В настоящей статье представлены ареалы на территории СССР четырех из этих видов — *Spiraea crenata* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *C. pumila* Pojark., *C. balchaschensis* (Kom.) Pojark. — и дана фитоценотическая характеристика сообществ с их участием. Выявились определенные закономерности в их распространении: сообщества с участием *Spiraea crenata* приурочены к полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей; с участием *Caragana pumila* — к полосе типчаково-ковыльных сухих степей (в центральной и восточной частях мелкосопочника); *C. balchaschensis* — к полосе полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей; сообщества с участием *C. frutex* встречаются во всех степных полосах к востоку от 72° в. д.

Растительному покрову Казахского мелкосопочника придают своеобразный облик сообщества с участием степных кустарников из родов *Spiraea* L. и *Caragana* Lam. — кустарниковые степи, полузаросли и заросли. Кустарниковые степи характеризуются более или менее равномерным распределением степных кустарников на фоне степного травостоя. Полузаросли представляют собой переходные сообщества от кустарниковых степей к кустарниковым зарослям, а также серийные сообщества в процессе зарастания каменистых субстратов. Проективное покрытие кустарников в полузарослях больше проективного покрытия травяного покрова. В зарослях кустарников с более или менее сплошным (в отношении смыкания крон) их ярусом в травостое основную роль играют рыхлодерновинные и корневищные злаки, а в травостое полузарослей преобладают плотнодерновинные злаки (Крюгер, 1927, 1928; Левина, 1938; Быков, Степанова, 1953; Лавренко, 1956; Карамышева, 1961а, б; Степанова, 1962; Сафронова, 1963, 1965).

В настоящей статье представлены ареалы на территории СССР четырех из этих видов — *Spiraea crenata*, *Caragana frutex*, *C. pumila*, *C. balchaschensis* — и дана фитоценотическая характеристика сообществ с их участием.[1]

---

[1] Названия растений, упомянутых в статье, приводятся по «Флоре СССР» (1934—1960) с изменениями по «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Материалы, на основании которых написана статья, собраны во время нашей работы в составе Восточно-Казахстанской экспедиции Ботанического института (БИН) АН СССР в 1964—1966 гг. Точечные карты ареалов составлены на основе гербарных материалов БИН АН СССР, Биологического факультета Московского университета,

Spiraea crenata L. относится к подроду *Metaspiraea* Nakai. Она вместе со *S. lasiocarpa* Kar. et Kir. и *S. ferganensis* A. Pojark. образует ряд *Crenatae* A. Pojark.

Spiraea lasiocarpa и *S. ferganensis* встречаются в горах северной части Средней Азии. *S. lasiocarpa* распространена в Джунгарском Алатау, Заилийском Алатау, хребтах Кунгей-Алатау, Кетмень, Киргизском, Таласском, Чаткальском, Ферганском и в Памиро-Алае по северному склону Алайского хребта; *S. ferganensis* — в Ферганском хребте, в Андижанских и Наманганских горах (Пояркова, 1931, 1939, 1955; Гроссгейм, 1952; Попова, 1957; Фисюн, 1961).

S. crenata в пределах СССР имеет обширный ареал, состоящий из двух частей (рис. 1). Одна часть ареала (от 39° до 45°30′ с. ш. и от 37°30′ до 49°30′ в. д.) включает правый берег р. Кубани близ устья, Ставропольскую возвышенность (у г. Ставрополя) и Кавказ. Вторая часть ареала (от 46°30′ до 58° с. ш. и от 24 до 93° в. д.) охватывает южную часть Русской равнины, Южный Урал, часть Среднего Урала, Мугоджары, южную часть Западно-Сибирской низменности, степную часть Казахского мелкосопочника и Южный Алтай. Самое западное местонахождение в СССР *S. crenata* находится в Закарпатье близ г. Рахова — 24° в. д.; восточный предел распространения — в Западном Саяне у с. Нижне-Усинского на р. Ус, притоке Енисея (93° в. д.); самый северный выступ ареала находится у г. Тобольска (58° с. ш.), южный — на Кавказе (39° с.ш.).

S. crenata — лугово-степной и разнотравно-дерновиннозлаково-степной паннонско-причерноморско-казахстанский вид (Сафронова, 1967).

Основная часть ареала *S. crenata* лежит в Евразиатской степной области.[2] В Восточноевропейской и Западносибирской лесостепных провинциях она растет по опушкам лесов, степным лугам, поймам рек, по каменистым и мелкоземистым склонам холмов (Крылов, 1908). В Причерноморской и Заволжско-Казахстанской степных провинциях приурочена в основном к полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей, где участвует в сообществах с господством степных мезоксерофильных видов *Stipa zalesskii* (=*S. rubens*) и *Helictotrichon desertorum* (Исаченко, Рачковская, 1961; Карамышева, 1961б; Сафронова, 1965, 1967).

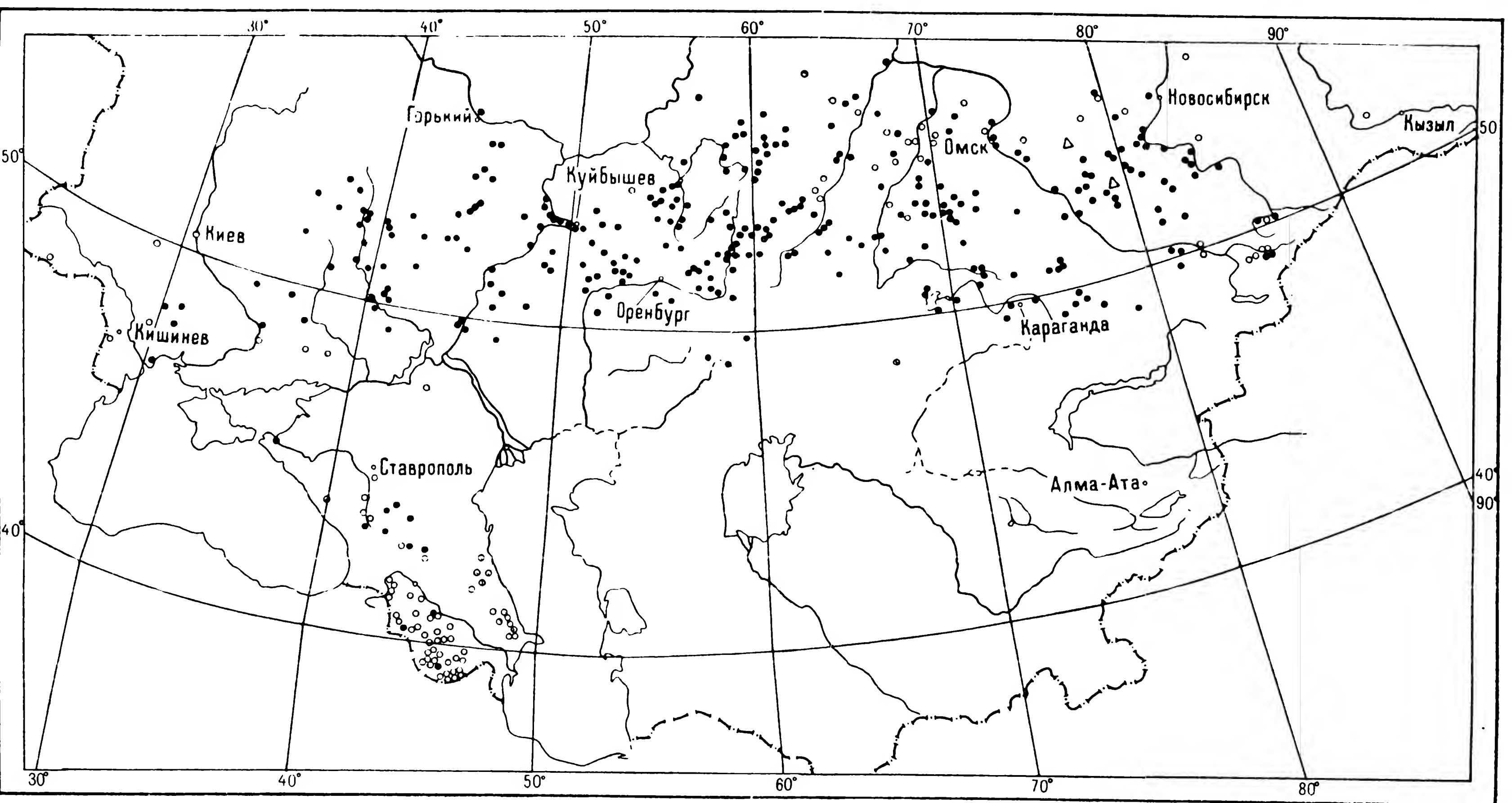
В Закарпатье, на Урале и в Западной Сибири *S. crenata* заходит в лесную область; на Кавказе поднимается до среднего горного пояса, образуя заросли по опушкам (Гроссгейм, 1952).

Заросли *S. crenata* и кустарниковые степи с ее участием имеют довольно ограниченное распространение на территории Казахского мелкосопочника и приурочены только к полосе и поясу в более южных низкогорьях разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Кустарниковые степи со *S. crenata* отличаются мезоксерофитным характером. Видовой состав в этих сообществах разнообразный. Из кустарников, кроме *S. crenata*, часто присутствует *S. hypericifolia*. Наряду с плотнодерновинными злаками (*Stipa zalesskii*, *Helictotrichon desertorum*) представлены, но в меньшем обилии, рыхлодерновинные злаки (*H. schellianum*), присутствуют также корневищные злаки (*Zerna inermis*). В составе длительновегетирующего разнотравья имеется большое количество лугово-степных, степных и каменисто-степных видов.

Caragana frutex (L.) C. Koch — представитель ряда *Frutescentes* Kom. em. Pojark. К этому ряду, кроме *C. frutex*, относятся следующие виды: *C. mollis* (DC.) Bess. (юг Русской равнины), *C. camilli-schneideri* Kom.

Института ботаники АН Казахской ССР и Биолого-почвенного факультета Ташкентского университета, а также по литературным источникам (Труды почвенно-ботанических экспедиций Переселенческого Управления, 1900—1918; Крылов. Флора Западной Сибири, 1933; Гроссгейм. Флора Кавказа, 1952; Висюлина. Флора УРСР, 1954; Доброчаева. Флора УРСР, 1954; Положий. Флора Красноярского края, 1960; Черепнин. Флора южной части Красноярского края, 1963).

[2] Мы придерживаемся провинциального разделения Евразиатской степной области, предложенного Е. М. Лавренко (1970).



• 1 ∘ 2 Δ 3

Рис. 1. Ареал *Spiraea crenata* L.

1 — местонахождения по материалам гербариев; *2* — местонахождения по литературным данным; *3* — районы местонахождений по литературным данным.

(Киргизский Алатау, Кунгей-Алатау, Заилийский Алатау, Чу-Илийские горы, Джунгарский Алатау, Тарбагатай, Саур, Алтай у оз. Маркаколь), *C. laeta* Kom. (Кунгей-Алатау, Заилийский Алатау, Кетмень, Джунгарский Алатау), *C. turfanensis* (Krassn.) Kom. (Тянь-Шань к югу от оз. Иссык-Куль), *C. polovrensis* Fransch. (за пределами СССР — в Куэнь-Луне и Китайском Туркестане) (Федченко и др., 1931; Пояркова, 1945; Гроссгейм, 1952; Сумневич, 1955; Никитина, 1957; Голоскоков, 1961).[3]

Ареал *C. frutex* в пределах СССР разделен на две части: европейско-уральскую и сибирско-казахстанскую (рис. 2). Разрыв между частями приурочен к северу Тургайской столовой страны и Кокчетавской возвышенности. На представленной нами карте ареала из-за недостатка гербарных материалов не указаны местонахождения *C. frutex* на Приволжской возвышенности. По личному сообщению В. В. Иванова, она распространена на всем протяжении от Нижней Волги до Нижнего Дона. Западная граница ареала в СССР проходит по западным отрогам Волыно-Подольской возвышенности и ограничена 26°30′ в. д. Самое восточное местонахождение *C. frutex* — в Минусинской котловине в долине р. Енисей (91° в. д.),[4] северное — у г. Красноуфимска на Урале (56°30′ с. ш.), южное — в Киргизском хребте (41° с. ш.). Европейско-уральская часть ареала связана с югом Русской равнины, включает также Жигули, южную часть Заволжья, южное Предуралье, Южный Урал, Южное Зауралье и Мугоджары. Сибирско-казахстанская часть ареала охватывает Казахский мелкосопочник к востоку от 72° в. д. (в западной части мелкосопочника *C. frutex* встречается только в горах Улутау), юго-восточную часть Западно-Сибирской низменности и Алтай, горы северо-восточной части Средней Азии и Восточного Казахстана — Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Кунгей-Алатау и Киргизский хребет.

Ареал *C. frutex* приурочен в основном к Причерноморской и Заволжско-Казахстанской провинциям Евразиатской степной области, но этот вид заходит и в Восточноевропейскую и Западносибирскую лесостепные провинции и даже в лесную область (в Молдавии, на Урале и в Кузнецком Алатау). В степной области *C. frutex* характерна для всех полос: луговых, разнотравно-типчаково-ковыльных, типчаково-ковыльных сухих и полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей на песчаных и каменистых почвах, хотя в Причерноморской провинции отмечена и на суглинистых почвах. В горах Восточного Казахстана и северо-восточной части Средней Азии она приурочена к каменистым склонам, входя в состав горных луговых степей. В лесостепи *C. frutex* распространена по опушкам дубовых лесов (в европейской части СССР) и степным склонам балок. В лесах обитает по южным открытым склонам, береговым обрывам, лесным опушкам (Крылов, 1908).

C. frutex — степной причерноморско-казахстанский вид (Лавренко, 1956). На территории Казахского мелкосопочника она широко распространена и образует кустарниковые степи, полузаросли и заросли.

Кустарниковые степи с *C. frutex* приурочены к поясу разнотравно-типчаково-ковыльных степей в центральной части мелкосопочника в сопках, сложенных различными по литологическому составу породами; на гранитах они встречаются и в полосе сухих степей.

Наиболее характерными сообществами степей с участием *C. frutex* являются залесскоковыльные степи (из *Stipa zalesskii*) с господством плотнодерновинных злаков, почти полным отсутствием рыхлодерновинных и корневищных злаков и бедным разнотравьем. На межсопочных равнинах они представлены разнотравно-типчаково-караганово-залесско-ковыльными сообществами (Caragana frutex—Stipa zalesskii+Festuca

---

[3] Р. Мур (Moore, 1952) отмечает, что во «Флоре СССР» не указаны еще три вида, распространенные в Китае, которые должны быть отнесены к ряду *Frutescentes*.

[4] В Красноярском крае *C. frutex* представлена разновидностью — var. *angustifolia*, для которой указано еще более восточное местонахождение у г. Красноярска — 93° в. д. (Положий, 1960).

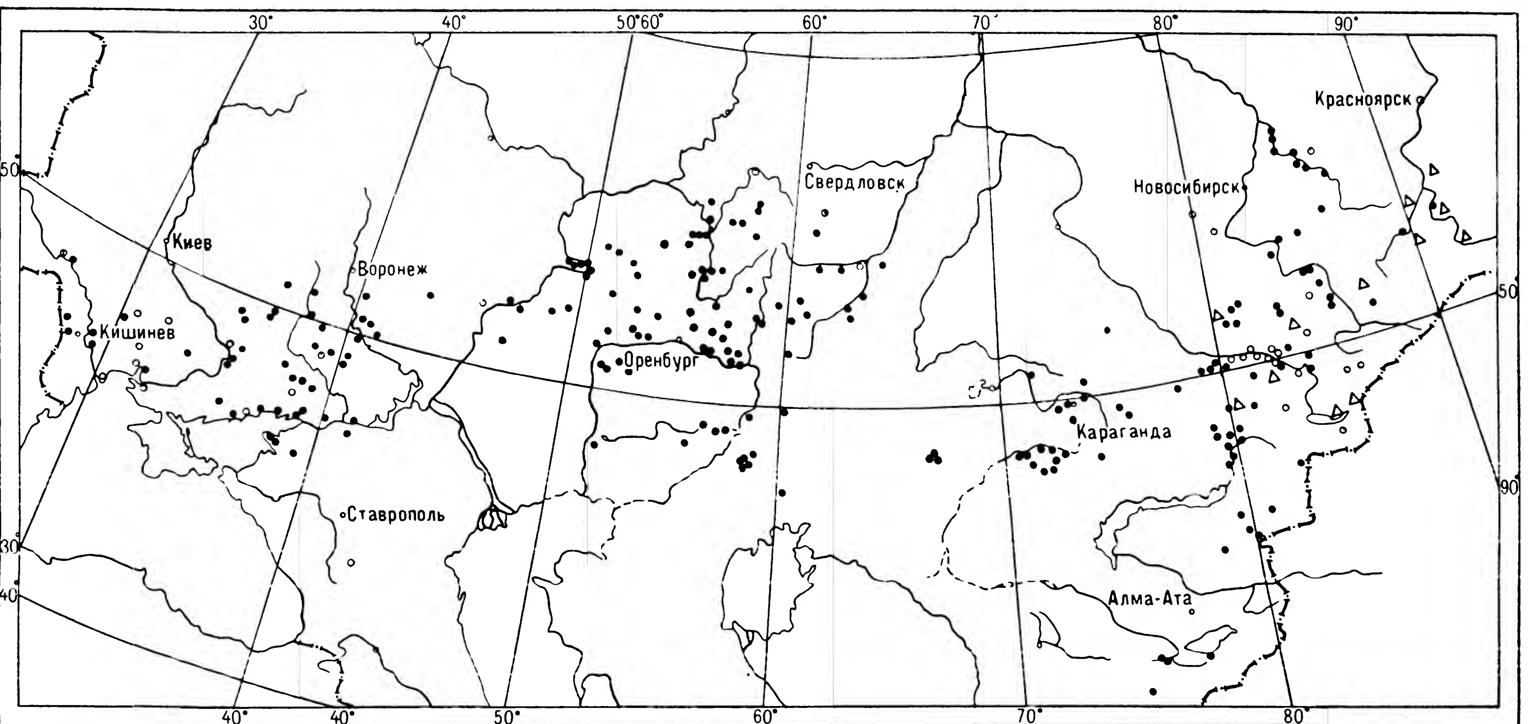


Рис. 2. Ареал *Caragana frutex* (L.) C. Koch.

1 — местонахождения по материалам гербариев; *2* — местонахождения по литературным данным; *3* — районы местонахождений по литературным данным.

valesiaca+Phlomis puberula, Potentilla bifurca), в которых среди плотнодерновинных злаков всегда присутствует *Helictotrichon desertorum*, осочка *Carex supina* и из кустарников — *Spiraea hypericifolia*. Полукустарничков нет; разнотравье состоит из длительновегетирующих мезоксерофильных и эвриксерофильных видов: *Phlomis puberula*, *Potentilla bifurca*, *Galium ruthenicum*, *Hieracium virosum*, *Salvia stepposa* и других.

На склонах сопок в сообществах уменьшаются общее количество видов и обилие разнотравья. Здесь распространены бедноразнотравно-злаково-караганово-залесскоковыльные (Caragana frutex—Stipa zalesskii+Festuca valesiaca, Koeleria gracilis+Pedicularis kaufmannii, Potentilla bifurca) и типчаково-караганово-залесскоковыльные (Caragana frutex—Stipa zalesskii+Festuca valesiaca) степи.

Кустарниково-залесскоковыльные с *Ferula soongarica* сообщества (Caragana frutex, Spiraea hypericifolia—Stipa zalesskii) занимают местообитания с несколько более обильным увлажнением (плоские лога) и являются по характеру самыми мезофитными из сообществ залесскоковыльных с *Caragana frutex* степей. Растительный покров в них сомкнутый. В видовой состав их входят рыхлодерновинные злаки, представленные мезоксерофильным видом *Poa stepposa*. Разнотравье также состоит из мезоксерофильных видов, характерен лугово-степной вид *Peucedanum morissonii*.

По верхним частям склонов и вершинам сопок *Caragana frutex* принимает участие в составе петрофитных вариантов степей — типчаковых и овсецовых. Овсецовые с *C. frutex* степи редки. Растительный покров в них разрежен, преобладают петрофилы — *Onosma simplicissimum*, *Alyssum tortuosum*, *Ephedra distachya*, *Allium globosum*, *Centaurea sibirica*, *Ancathia igniaria*, *Veronica pinnata*.

Ха́рактерными местообитаниями холоднополынно-типчаковых с *Caragana frutex* степей являются вершины сопок, а сублессингиановополынно-типчаковых с *C. frutex* — склоны сопок.

В восточной части Казахского мелкосопочника (к востоку от железной дороги Семипалатинск—Аягуз) кустарниковые степи с *C. frutex* широко распространены в полосе полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей. Интересно, что в этом районе на равнинах с карбонатными почвами, на склонах сопок (северных и восточных экспозиций) с маломощными щебнистыми почвами отмечены ковылковые (из *Stipa lessingiana*) с *Caragana frutex* степи, которые западнее не встречаются.

Гораздо большие площади на территории Казахского мелкосопочника, чем кустарниковые с *C. frutex* степи, занимают полузаросли и заросли *C. frutex*. Они встречаются и в полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей, и в полосе типчаково-ковыльных сухих степей, и в полосе полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей. Приурочены к логам, западинам, долинам, луговинам, т. е. к местообитаниям с более благоприятными условиями увлажнения. Отличаются весьма сомкнутым покровом с общим проективным покрытием 95—100%.

Среди сообществ полузарослей *C. frutex* выделяются сообщества типчаково-карагановые, киргизскоковыльно-карагановые и красноковыльно-карагановые. В полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей и в полосе типчаково-ковыльных сухих степей характерными являются залесскоковыльно-карагановые сообщества. В этих сообществах почти всегда принимают участие кустарник *Spiraea hypericifolia*, рыхлодерновинные злаки (*Poa stepposa*), обильно мезоксерофильное разнотравье (*Galium ruthenicum*, *Veronica spuria*, *Ferula soongarica*). Киргизскоковыльно-карагановые и типчаково-карагановые сообщества господствуют в полосе полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей. Сообщества типчаково-карагановые довольно разнообразные, что зависит от степени щебнистости, карбонатности, выщелоченности почв. На карбонатных почвах — это ковылково-типчаково-карагановые сообщества, в местообитаниях с дополнительным увлажнением с выщелоченными почвами — сообщества залесскоковыльно-типчаково-спирейно-карагановые с *Ferula soongarica*; к более

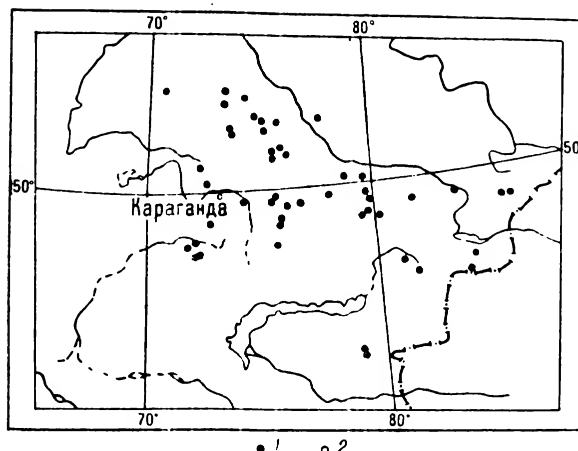


Рис. 3. Ареал *Caragana pumila* Pojark.

1 — местонахождения по материалам гербариев; *2* — местонахождения по литературным данным.

щебнистым почвам приурочены тырсово-типчаково-карагановые (Caragana frutex—Festuca valesiaca+Stipa capillata) сообщества.

В травостое зарослей *Caragana frutex* господствуют корневищные и рыхлодерновинные луговые злаки — *Agropyron repens*, *Zerna inermis*, *Festuca pratensis* (пырейно-карагановые и кострово-карагановые сообщества). Всегда присутствует *Spiraea hypericifolia*. Разнотравье обычно представлено небольшим количеством более или менее мезофильных видов — *Stellaria graminea*, *Artemisia armeniaca*, *Phlomis agraria*, *Achillea millefolium*. Характерно участие гемиэфемероида *Ferula soongarica* (Сафронова, 1967).

Caragana pumila **Pojark.** — представитель ряда *Pygmaeae* Kom. К этому же ряду относятся следующие виды: *C. pygmaea* (L.) DC. (Забайкалье, Саяны, восточная часть Алтая, Монголия), *C. stenophylla* Pojark. (бассейн Аргуни, Северный Китай, Восточная Монголия), *C. leucophloea* Pojark. (горы северо-восточной части Средней Азии и Восточного Казахстана, Западная и Центральная Монголия, Западный Китай), *C. altaica* (Kom.) Pojark. (Алтай и Западный Саян), *C. aurantiaca* Koehne (Тянь-Шань, Китай), *C. alaica* Pojark. (Памиро-Алай), *C. versicolor* Benth. (северные Гималаи и Тибет) и *C. densa* Kom. (Центральный Китай).

Ареал ряда *Pygmaeae* ограничивается в основном Центральной Азией, а на территории СССР — преимущественно горными системами северо-восточной части Средней Азии, Восточного Казахстана и Южной Сибири, захватывая и Казахский мелкосопочник (Пояркова, 1945; Юнатов, 1954; Грубов, 1955; Никитина, 1957; Головкова, 1959; Голоскоков, 1961).

Caragana pumila — наиболее северо-западный представитель ряда *Pygmaeae*. Этот вид характерен для Казахского мелкосопочника, отмечен в северной части Джунгарского Алатау, Тарбагатае и Алтае. Ареал *C. pumila*, заключенный между 45 и 53° с. ш. и между 67 и 86° в. д., делится на три части. Одна часть приурочена к Джунгарскому Алатау, вторая — к Тарбагатаю и третья — к Казахскому мелкосопочнику с отдельными местонахождениями на Алтае (рис. 3).

В Джунгарском Алатау *C. pumila* достигает южного предела распространения (45° с. ш.). Имеющиеся сборы приурочены к району г. Копал (Джунгарский Алатау; Семиреченская область, Копальский уезд, Копал, восточные предгорья, 1700—1800 м, В. И. Липский, экспедиция в Копальский уезд, 27 VI 1909. Семиреченская область, степь по тракту между г. Копалом и ст. Арасан, В. Титов, 8 VIII 1914).

В Казахском мелкосопочнике *C. pumila* распространена в восточной возвышенной части, встречаясь в западной только в низкогорьях — Кокчетавских горах и горах Улутау. На Алтае она обнаружена между 49 и 50° с. ш. и достигает в долине р. Бухтармы восточного предела распространения (86° в. д.).

Основная часть ареала *C. pumila* находится в Восточноказахстанской подпровинции Заволжско-Казахстанской провинции Евразиатской степной области в полосе сухих степей, редко отмечается в пустынных степях. *C. pumila* — сухостепной восточноказахстанский вид (Лавренко, 1956).

На территории Казахского мелкосопочника *C. pumila* образует только кустарниковые степи в разнообразных местообитаниях — на склонах, вершинах и шлейфах сопок, сложенных различными по литологическому составу породами (эффузивами, гранитами). На гранитах кустарниковые степи с *C. pumila* встречаются и в поясе разнотравно-типчаково-ковыльных и в полосе полынно-типчаково-ковыльных степей.

Наиболее характерными являются тырсовые с *C. pumila* степи. В южной полосе второго порядка сухих степей они представлены разнообразными холоднополынно-типчаково-тырсовыми с *C. pumila* сообществами. В зависимости от щебнистости, карбонатности и солонцеватости почв изменяются их видовой состав, а также обилие и жизненность *Artemisia frigida* и *Caragana pumila*. Травостой в сообществах разреженный. Среди плотнодерновинных злаков постоянно присутствует эвриксерофил *Koeleria gracilis*. Характерно участие петрофильного кустарничка *Ephedra distachya* и степной осочки *Carex supina*. На склонах и вершинах сопок в сообществах присутствуют петрофильные полукустарнички — *Dianthus rigidus*, *Silene suffrutescens*. Разнотравье состоит из длительновегетирующих видов, в основном каменисто-степных и степных мезоксерофилов и эвриксерофилов — *Allium globosum*, *Ancathia igniaria*, *Euphorbia subcordata*, *Galium ruthenicum*, *Jurinea multiflora*, *Orostachys spinosa*, *Patrinia intermedia*, *Potentilla acaulis*, *Sisymbrium polymorphum*.

На дресвянистых почвах в сообществах увеличивается обилие *Artemisia frigida*. На почвах щебнистых и солонцеватых обилен петрофильный вид *Orostachys spinosa* и галофильно-степной *Kochia prostrata*. С сильной щебнистостью связано появление в сообществах *Helictotrichon desertorum*. На малощебнистых почвах характерными видами являются *Veronica incana* и *Carex supina*; *Artemisia frigida* почти полностью исчезает.

На склонах сопок и равнинах на карбонатных и более суглинистых почвах в сообществах принимает участие *Stipa lessingiana*. В такого рода сообществах изменяется жизненность караганы — она низкорослая, со множеством сухих побегов.

В северных предгорьях Тарбагатая в холоднополынно-тырсовых с *Caragana pumila* степях обилен *Cleistogenes squarrosa* (причерноморско-казахстанско-монгольский вид, — Лавренко, 1956). Сообщества по составу и структуре напоминают забайкальские и монгольские дерновиннозлаковые степи. В них присутствуют *Festuca valesiaca*, *Koeleria gracilis*, *Potentilla acaulis* (казахстанско-сибирско-монгольский вид, — Лавренко, 1956), *Convolvulus ammanii* (даурско-монгольский вид, — Лавренко, 1956).

В северной полосе второго порядка сухих степей в восточной и центральной частях Казахского мелкосопочника нижние и средние части склонов северной экспозиции и широкие межсопочные равнины заняты злаково-тырсовыми с *Caragana pumila* степями (Быков, Степанова, 1953; Карамышева, 1961а).

Более ограниченное распространение, чем тырсовые с *C. pumila*, имеют овсецовые с *C. pumila* и залесскоковыльные с *C. pumila* степи. Они встречаются на склонах и шлейфах низкогорных массивов.

Овсецовые с *C. pumila* степи в отличие от тырсовых с *C. pumila* приурочены к более щебнистым склонам. Характеризуются они разреженностью травостоя. Южные каменистые склоны и предгорья массивов заняты петрофитноразнотравно-овсецовыми с *C. pumila* степями (Карамышева, 1961а). Еще более разреженный покров имеют холоднополынно-овсецовые с *C. pumila* степи, связанные с верхними частями каменистых склонов низкогорий. Для Северного Казахстана характерны злаково-овсецовые с *C. pumila* степи (Исаченко, Рачковская, 1961).

Залесскоковыльные с *C. pumila* степи приурочены к менее щебнистым, с более развитым слоем мелкозема почвам (по сравнению с тырсовыми

с *C. pumila*), часто встречаясь в местообитаниях с дополнительным увлажнением — в логах, у подножий склонов. Залесскоковыльные с *C. pumila* степи имеют более мезофитный характер, чем овсецовые и тырсовые с *C. pumila*. Разнотравно-залесскоковыльные с *C. pumila* степи характеризуются высоким проективным покрытием травостоя (85—90%). Доминируют плотнодерновинные злаки *Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*. Постоянна и обильна степная осочка *Carex supina*. Полукустарнички не характерны или представлены мезоксерофильными видами, такими как *Artemisia marschalliana*. Среди разнотравья преобладают мезоксерофилы и псаммо-петрофилы. Гемиэфемероиды, эфемероиды и эфемеры не характерны. В сообществах всегда принимает участие *Spiraea hypericifolia*.

На верхних частях склонов сопок и вершинах, на сильно каменистых, часто с выходами пород местообитаниях распространены ковыльковые (из *Stipa orientalis*) и холоднополынные сообщества, в которых принимает участие *Caragana pumila*; при этом ковыльковые с *C. pumila* степи встречаются только в южной полосе второго порядка сухих степей в восточной части Казахского мелкосопочника.

На каменистых субстратах, кроме ковыльковых и холоднополынных с *C. pumila* сообществ, обычны типчаковые с *C. pumila* (холоднополынно-типчаковые с *C. pumila*). Они также характеризуются разреженностью покрова и бедностью видового состава. Распространены повсеместно в полосе сухих степей в разнообразных местообитаниях — на вершинах сопок и склонах, встречаются в пустынных степях.

В полосе полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей *C. pumila* присутствует в киргизскоковыльных и ковылковых степях.

Киргизскоковыльные с *C. pumila* степи (с разреженным травостоем и бедным видовым составом) приурочены к сильно щебнистым склонам мелкосопочника в северной полосе второго порядка пустынных степей; ковылковые с *C. pumila* сообщества — к карбонатным и суглинистым почвам на южных склонах в переходной полосе от сухих степей к пустынным.

Как отмечает З. В. Карамышева (1961б), на каштановых карбонатных почвах внутри полосы сухих степей, а также в переходной полосе к пустынным степям получают распространение караганово-типчаково-тырсиковые степи.

***Caragana balchaschensis* (Kom.) Pojark.** вместе с *C. grandiflora* (M. B.) DC. (Кавказ, восточное побережье Каспийского моря), *C. scytica* (Kom.) Pojark. (Молдавия, Причерноморская низменность, западная часть Донецкого кряжа), *C. kirghisorum* Pojark. (горы северной части Средней Азии и северо-западной части Центрального Тянь-Шаня), *C. opulens* Kom. (Северный и Центральный Китай), *C. kansuensis* Pojark. образуют ряд *Grandiflorae* Pojark. (Федченко и др., 1931; Пояркова, 1945; Гроссгейм, 1952; Сумневич, 1955; Никитина, 1957; Головкова, 1959; Голоскоков, 1961).

Ареал *C. balchaschensis* (рис. 4) заключен между 54 и 80° в. д. На Южном Урале эта карагана доходит до 51° с. ш. у г. Орска, а в горах Центрального Тянь-Шаня — до 41°30′ с. ш. Ареал охватывает Мугоджары, южную часть Казахского мелкосопочника, пустыню Бетпак-Дала и горы севера Средней Азии: Чу-Илийские, хребет Каратау, Киргизский Алатау, хребет Кетмень и южную часть Джунгарского Алатау. На Подуральском плато *C. balchaschensis* достигает западной границы распространения (54° в. д.). Сборы из этого района немногочисленные: Уральская область, Темирский уезд, меловая гора Астау-Салды близ г. Эмбы, у подошвы на перемытом меловом рухляке, В. Дубянский, 19 VI 1904. Уральская область, Темирский уезд, Кумды-Уильская волость, р. Уил против устья р. Кинг-Ащи-Кульды (справа), на обрыве, песок, Е. К. Штукенберг, 17 VII 1908. Адаевский уезд, между р. Эмбой и Усть-Уртом, склон г. Актау близ урочища Биш-Чагбил, Р. Ю. Рожевиц, М. Ильин и М. Аврамчик, 9 VI 1926. Актюбинская область, Подуральское плато, 15 км к ЗЮЗ от пос. Уил, меловые увалы, биюргуново-белополынные сообщества, И. Н. Сафронова, Е. А. Исаченко, 19 V 1970. Актюбинская

область, 12 км к ЮЗ от пос. Акшатау на р. Уил, ксерофитноразнотравно-типчаково-ковылковая степь, И. Н. Сафронова, Е. А. Исаченко, 22 V 1970. Актюбинская область, 5 км к З от пос. Уил, белополынно-типчаково-ковылковая с *C. balchaschensis* степь на остаточно-карбонатных почвах, И. Н. Сафронова, М. П. Андреев, Н. М. Калибернова, А. П. Мишенкова, 12 V 1975. Актюбинская область, 30 км к Ю от пос. Уил, терескеново-караганово-белополынные сообщества на остаточно-карбонатных почвах, И. Н. Сафронова, М. П. Андреев, Н. М. Калибернова, А. П. Мишенкова, 27 V 1975. Гурьевская область, 35 км к Ю от пос. Уил на р. Уил, урочище Кусмурун к востоку от оз. Аккуль, меловые сопки, заросли *C. balchaschensis* и *Spiraea hypericifolia* по саю, И. Н. Сафронова, М. П. Андреев, Н. М. Калибернова, А. П. Мишенкова, 27 V 1975. Актюбинская область, 16 км к В от пос. Жаркамыс на р.Эмбе, залежь на остаточно-карбонатной почве, И. Н. Сафронова, М. П. Андреев, Н. М. Калибернова, А. П. Мишенкова, 29 V 1975. Актюбинская область, 3 км к ЮВ от пос. Жаркамыс на р. Эмбе, чернополынно-биюргуново-кокпековые с *Caragana balchaschensis* сообщества на остаточно-карбонатных почвах, И. Н. Сафронова, М. П. Андреев, Н. М. Калибернова, А. П. Мишенкова, 31 V 1975. Актюбинская область, 18 км к ЮВ от пос. Жаркамыс на р. Эмбе, меловые горы Астау-Салды, г. Актау, заросли *C. balchaschensis* по саю, И. Н. Сафронова, М. П. Андреев, Н. М. Калибернова, А. П. Мишенкова, 31 V 1975.

К востоку от Мугоджар *C. balchaschensis* отмечена в песках Малые Барсуки недалеко от берега Аральского моря: М. Барсуки, равнина, супесчаная полупустыня километрах в 90 к югу от ст. Кара-Чокат, А. Д. Гожев, Н. Н. Грац-Гусева, А. В. Мизеров, 10 V 1930.

Затем *C. balchaschensis* появляется в Казахском мелкосопочнике (65°30′ в. д.). По З. В. Кубанской (1956), данный вид встречается по всей территории пустыни Бетпак-Дала. Южнее ее *C. balchaschensis* распространена в горах. В хребте Кетмень она достигает восточной точки своего распространения (80° в. д.). Южная точка находится в Центральном Тянь-Шане в Ошской области у с. Успенка (41°30′ с. ш.).

Северная часть ареала *C. balchaschensis* лежит в пределах Восточноказахстанской подпровинции Заволжско-Казахстанской провинции Евразиатской степной области, а основная часть ареала — в Северотуранской провинции Ирано-Туранской пустынной подобласти. *C. balchaschensis* — степно-пустынный северотуранский вид (Сафронова, 1967).

В степной области *C. balchaschensis* распространена только в полосе полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей в различных местообитаниях: на вершинах и склонах сопок на неполноразвитых и маломощных светлокаштановых почвах, в лощинах у подножий сопок и в западинах на межсопочных равнинах на лугово-светлокаштановых почвах. Образует кустарниковые степи и полузаросли преимущественно в части Казахского мелкосопочника к западу от 75° в. д. (Сафронова, 1963, 1967).

Из кустарниковых степей наиболее часто встречаются тырсиковые с *C. balchaschensis*. Для северной полосы второго порядка пустынных степей характерны сублессингиановополынно-тырсиковые с *C. balchaschensis* сообщества, приуроченные к нижним и средним частям склонов мелкосопочника, сложенного эффузивными породами; для южной полосы второго порядка — тонковатополынно-тырсиковые с *C. balchaschensis* сообщества на шлейфах сопок, сложенных кварцитами, алевролитами, сланцами, и по межсопочным равнинам (Карамышева, 1961а; Сафронова, 1967). На солонцеватых разновидностях почв в сообществах более обильным становится полукустарничек *Kochia prostrata*, обилие же *Caragana balchaschensis* уменьшается. На карбонатных разновидностях почв в сообществах появляется *Stipa lessingiana*. Среди разнотравья обильны эфемеры — *Alyssum desertorum*, *Ceratocephala testiculata*, *Galium spurium*, *Trigonella cancellata*, присутствуют эфемероиды — *Tulipa altaica*, *T. patens*; гемиэфемероиды — *Ferula caspica*, *Serratula dissecta*; длительновегетирующие виды не характерны. Довольно редко, в условиях более благо-

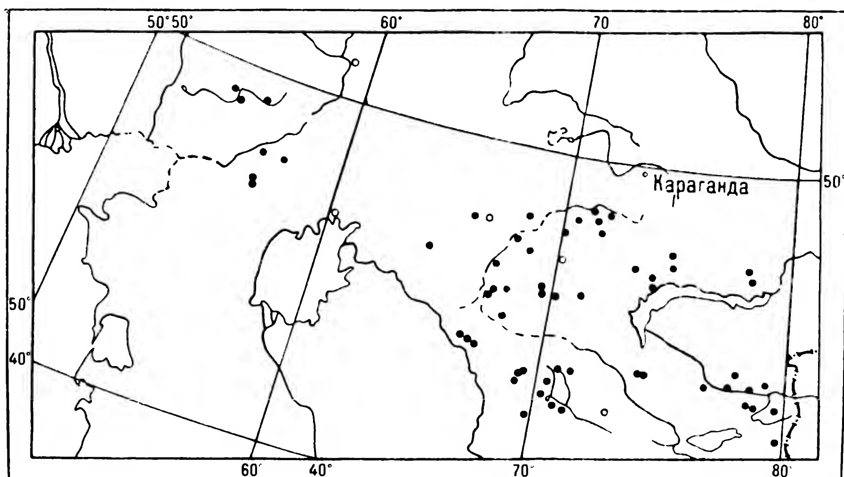


Рис. 4. Ареал *Caragana balchaschensis* (Kom.) Pojark.

1 — местонахождения по материалам гербариев; *2* — местонахождения по литературным данным.

приятного увлажнения (лога, лощины, потяжины), встречаются киргизскоковыльные с *Caragana balchaschensis* степи. В центральной части мелкосопочника в потяжинах на межсопочных равнинах в южной полосе второго порядка пустынных степей отмечены сублессингиановополынные сообщества. В западной части мелкосопочника по краям висячих лощин в верхних частях склонов располагаются караганово-полынно-киргизскоковыльные сообщества (Caragana balchaschensis—Stipa kirghisorum+Artemisia gracilescens, A. sublessingiana); в логах — кустарниково-полынно-киргизскоковыльные с *Ferula soongarica* сообщества. Среди полыней, кроме *Artemisia sublessingiana*, встречаются эвксерофил *A. frigida* и мезоксерофил *A. marschalliana*.

Только в западной части мелкосопочника на неполноразвитых щебнистых светлокаштановых почвах распространены тонковатополынные с *Caragana balchaschensis* и сублессингиановополынные с *C. balchaschensis* сообщества. Тонковатополынные с *C. balchaschensis* сообщества занимают шлейфы и склоны сопок, сложенных кварцитами, алевролитами, сланцами. Разреженный травостой, бедность видового состава, преобладание гемиэфемероидов и эфемероидов в разнотравье характерны для этих сообществ. Сублессингиановополынные с *C. balchaschensis* сообщества связаны с мелкосопочниками, сложенными порфирами, порфиритами, песчаниками. К верхним частям склонов сопок и их вершинам приурочены сублессингиановополынные с *C. balchaschensis* сообщества, а к нижним частям — сообщества киргизскоковыльно-сублессингиановополынные с *C. balchaschensis*.

Очень редко, как указывает З. В. Карамышева (1961а), *C. balchaschensis* принимает участие в сообществах ковылковой формации.

В западинах, где условия увлажнения более благоприятные, сомкнутость кустов *C. balchaschensis* увеличивается; она образует полузаросли (Сафронова, 1967). Глубоковрезанные западины характеризуются злаково-спирейно-балхашскокарагановыми сообществами. Кустарники распределены неравномерно, куртинами. Под пологом кустарников обычно обильны эфемеры — *Tauscheria lasiocarpa*, *Galium infestum*. Между куртинами хорошо развиты плотнодерновинные злаки — *Festuca valesiaca*, *Stipa sareptana*, *S. kirghisorum*, *S. lessingiana*. *Festuca valesiaca* часто образует бордюр вокруг куртин кустарников.

Наиболее пустынный характер имеют терескеново-карагановые сообщества, распространенные по верхним частям склонов в западной части мелкосопочника. В травяно-полукустарничковом ярусе доминируют полу-

кустарнички — *Eurotia ceratoides*, *Artemisia gracilescens*, *A. sublessingiana*, присутствуют *A. frigida*, *Atraphaxis frutescens*, *Kochia prostrata*. Плотнодерновинные злаки имеют небольшое обилие — *Festuca valesiaca*, *Stipa kirghisorum*, *S. lessingiana*. Характерен рыхлодерновинный эвксерофильный злак *Psathyrostachys juncea*. Длительновегетирующее разнотравье представлено небольшим количеством ксерофильных видов — *Berteroa spathulata*, *Iris scariosa*, *Scorzonera inconspicua*; в гораздо большем количестве встречаются гемиэфемероиды — *Ferula caspica*, *F. tatarica*, эфемероиды — *Thalictrum isopyroides*, *Tulipa altaica*, *T. biflora*, *T. patens* и эфемеры — *Alyssum desertorum*, *Androsace maxima*, *Ceratocephala testiculata*, *Calium spurium*, *Tauscheria lasiocarpa*, *Veronica ferganica*. На сопках, сложенных кварцитами, алевролитами, сланцами, в составе сообществ обильна *Artemisia gracilescens*, а на сопках, сложенных порфирами и порфиритами, — *A. sublessingina*.

Таким образом, сообщества с участием степных кустарников из родов *Spiraea* и *Caragana* (кустарниковые степи, полузаросли и заросли) очень характерны для растительного покрова Казахского мелкосопочника. Выявились определенные закономерности в их распространении. Так, сообщества с участием *Spiraea crenata* приурочены к полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей; с участием *Caragana pumila* — к полосе типчаково-ковыльных сухих степей (в центральной и восточной частях мелкосопочника); *C. balchaschensis* — к полосе полынно-типчаково-ковыльных пустынных степей; сообщества с участием *C. frutex* встречаются во всех степных полосах к востоку от 72° в. д.

Следует отметить, что эти различия в распространении разных видов кустарников были использованы З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской (1973) при создании схемы ботанико-географического районирования степной части Казахского мелкосопочника: *Caragana balchaschensis* участвует в растительном покрове Центрально-Казахстанской подпровинции, а *C. frutex*, *Spiraea crenata* и *Caragana pumila* — Восточноказахстанской подпровинции. Граница ареала *C. pumila* на его западном и юго-западном отрезках четко совпадает с западной границей Восточноказахстанской подпровинции.

ЛИТЕРАТУРА

Б ы к о в Б. А., Е. Ф. С т е п а н о в а. (1953). Кустарниковые степи как тип растительности. Изв. ВГО, 85, 1. — В и с ю л и н а О. Д. (1954). Род *Caragana*. Флора УРСР, VI. — Г о л о в к о в а А. Г. (1959). Растительность Центрального Тянь-Шаня. Ч. 1. Характеристика растительных сообществ Центрального Тянь-Шаня. — Г о л о с к о к о в В. П. (1961). Род *Caragana* Lam. Флора Казахстана, 5. — Г р о с с г е й м А. А. (1952). Флора Кавказа, V. — Г р у б о в В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской народной республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР, 67. — Д о б р о ч а е в а Д. М. (1954). Род *Spiraea*. Флора УРСР, VI. — И с а ч е н к о Т. И., Е. И. Р а ч к о в с к а я. (1961). Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 13. — К а р а м ы ш е в а З. В. (1961а). О кустарниковых степях на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в подзоне сухих и пустынных степей). Тр. Инст. бот. АН КазССР, II. — К а р а м ы ш е в а З. В. (1961б). Растительность северо-восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в пределах Павлодарской области). Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 13. — К а р а м ы ш е в а З. В., Е. И. Р а ч к о в с к а я. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — К р ы л о в П. Н. (1908). Флора Алтая и Томской губернии, I—II. — К р ы л о в П. Н. (1933). Флора Западной Сибири, 7. — К р ю г е р В. А. (1927). Главнейшие черты растительности и почв южной части Чингизтайской волости Бухтарминского уезда Семипалатинской губернии. Тр. Общ. изучения Казахстана, VIII, 1. — К р ю г е р В. А. (1928). Растительность Семипалатинского опытного поля. — К у б а н с к а я З. В. (1956). Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бетпак-Дала. — Л а в р е н к о Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. Растительный покров СССР, II. — Л а в р е н к о Е. М. (1970). Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 5. — Л е в и н а Ф. Я. (1938). Растительность долины р. Сары-Су в зоне полупустыни. Бюлл. МОИП, отд. биол., 47, 4. — Н и к и т и н а Е. В. (1957). Род *Caragana* Lam. Флора Киргизской ССР, VII. — П о л о ж и й А. В. (1960). Флора Красноярского края, VI. — П о п о в а Л. И. (1957). Род *Spiraea* L. Флора Киргизской ССР, VII. — П о я р к о в а А. И. (1931). Род *Spiraea* L. Флора Юго-Востока Европейской части СССР, 5. — П о я р к о в а А. И. (1939). Род *Spiraea* L. Флора

СССР, IX. — Пояркова А. И. (1945). Род *Caragana* Lam. Флора СССР, XI. — Пояркова А. И. (1955). Род *Spiraea* L. Флора Узбекистана, III. — Сафронова И. Н. (1963). Кустарниковые степи и кустарниковые заросли в сухостепной и пустынно-степной подзонах Центрального Казахстана. Бот. ж., 48, 10. — Сафронова И. Н. (1965). Степные кустарники и кустарниковые степи Северного и Центрального Казахстана. Автореф. канд. дисс. Л. — Сафронова И. Н. (1967). О географии и фитоценологии степных кустарников Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 52, 6. — Степанова Е. Ф. (1962). Растительность и флора хребта Тарбагатай. — Сумневич Г. П. (1955). Род *Caragana* Lam. Флора Узбекистана, III. — Труды почвенно-ботанических экспедиций Переселенческого Управления. (1900—1918). — Федченко Б. А., Н. А. Базилевская, А. Г. Борисова. (1931). Сем. *Leguminosae*. — Бобовые. Флора Юго-Востока Европейской части СССР, 5. — Фисюн В. В. (1961). Род *Spiraea* L. Флора Казахстана, 4. — Флора СССР. (1934—1960). I—XXX. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Черепнин Л. М. (1963). Флора южной части Красноярского края. Уч. зап. красноярск. гос. пед. инст. XXIV, IV. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской народной республики. Тр. Монгольской комиссии, 56. — Moore R. Y. (1952). On the origin of *Caragana sinica*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 XII 1975.

УДК 581.524.4 : 552.54 (235.34)

М. М. Иванова

ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ИЗВЕСТЬСОДЕРЖАЩИХ ПОРОДАХ СТАНОВОГО НАГОРЬЯ

M. M. IVANOVA. PECULIARITIES OF VEGETATION ON LIME-CONTAINING ROCK OF BASIC ELEVATION

Приводится краткая характеристика растительности, развивающейся на известьсодержащих породах некоторых хребтов Станового нагорья (Южно-Муйского, Икатского и Северо-Муйского), в сравнении с растительностью сопредельных областей, сложенных кислыми гранитоидными породами, а также с растительностью, развитой на известьсодержащих породах некоторых других горных хребтов Сибири.

Особенности растительного покрова, развивающегося на известьсодержащих породах, отмечались многими авторами. Однако работ, относящихся собственно к высокогорным районам Восточной Сибири, немного. Более или менее подробные данные имеются лишь для Восточного Саяна (Малышев, 1963, 1965), Байкальского и Баргузинского хребтов, окаймляющих северную половину озера Байкал (Тюлина, 1967; Лукичева, 1972).

Наши наблюдения проводились главным образом на Южно-Муйском хребте: в бассейнах рек Уакит, Горбылок и Могой (притоки р. Ципы), а также р. Олня (приток р. Муя), где карбонатные породы особенно широко распространены. Некоторые дополнения и уточнения были сделаны на хребтах Икатском (окрестности перевала Верх-Икат) и Северо-Муйском (истоки р. Парамы).

Для сравнения мы имели данные о растительном покрове на кислых гранитоидных породах, выходы которых расположены в непосредственной близости к известьсодержащим. Характеристика природных условий, в том числе растительности этих хребтов, приводится в работе «Высокогорная флора Станового нагорья» (1972), поэтому мы на ней не останавливаемся. Отметим только, что обследованная территория отличается довольно континентальным климатом, который несколько смягчается в высокогорьях. Небольшое количество тепла и осадков, широкое развитие инверсионных явлений способствуют тому, что в растительном покрове громадную роль играют наиболее холодостойкие комплексы: в лесном поясе — леса из *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., в высокогорьях — горные

тундры. Выше границы леса представлен пояс кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel, но он гораздо у́же, чем во влажных высокогорьях Прибайкалья и Притихоокеанья, где этот вид имеет оптимальные условия для своего развития. В подгольцовом же поясе узкими лентами вдоль речек встречаются субальпийские луга. Ландшафтная роль их еще меньше, чем у кедрового стланика.

В лесном поясе к выходам известьсодержащих пород приурочены островки сосняков (*Pinus sylvestris* L.) и разреженной травянистой растительности, четко выделяющиеся среди моря лиственничной редкостойной тайги. Сосняки обычно разреженные, с подлеском из даурского рододендрона и участием в покрове степных видов наряду с высокогорными. На более влажных участках северной экспозиции господствует лиственница, однако под пологом древостоя часто находим тоже даурский рододендрон и остепненный травяной покров. Выпуклые щебнистые участки карбонатных склонов остепнены. Остепненные участки с господством *Artemisia commutata* Bess. и *Poa attenuata* var. *botryoides* (Griseb.) Tzvel. мы встречали до высоты 1100 м в окрестностях пос. Уакит.

Приуроченность к карбонатным породам степных сообществ в Муйской и Баргузинской тайге отмечал еще М. Ф. Короткий (1916а, б).

Кроме степей, на крутых щебнистых участках лесного пояса встречались также своеобразные сообщества травянистых растений, в которых наряду с горно-степными видами принимали участие и высокогорные. Наиболее характерным для этих сообществ оказалась *Dryas octopetala* subsp. *sumneviczii* (Serg.) Petrocz. Обычными были горно-степные растения: *Thymus serpyllum* L. s. l., *Draba lanceolata* Royle, *Gypsophila sambukii* Schischk., *Leontopodium ochroleucum* Beauverd, *Saussurea schanginiana* (Wydl.) Fisch. ex Herd., *Torularia humilis* (C. A. Mey.) O. E. Schulz, *Artemisia sericea* Web. ex Stechm., *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) M. Pop. (в окрестностях пос. Уакит), *Carex pediformis* C. A. Mey. и др. Из типично высокогорных отмечены: *C. rupestris* Bell. ex All., *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., *Carex melanocarpa* Cham. ex Trautv., *Salix saxatilis* Turcz. ex Ledeb.

В верхней части лесного пояса влияние карбонатности субстрата сказывается в том, что лиственничные редкостойные леса, господствующие здесь, обогащены теплолюбивыми элементами. Так, на Северо-Муйском хребте в истоках р. Парамы в составе их встречались кедры (*Pinus sibirica* Du Tour) и даже сосны; в подлеске наряду с обычной для этих высот растопыренной березкой *Betula divaricata* Ledeb. и кедровым стлаником отмечен даурский рододендрон. На южных, лучше прогреваемых склонах распространены даже редкостойные сосняки, поднимающиеся до верхней границы леса. Выше, уже в подгольцовом поясе, отдельные сосны образуют своеобразные сочетания с кустами кедрового стланика и участками дриадовых тундр.

На влажных участках карбонатных склонов в верхней части лесного пояса (Икатский хребет, перевал Верх-Икат) отмечены кедровые леса с обилием тепло- и влаголюбивых элементов, свойственных разнотравным лесам южной тайги: *Cystopteris montana* (Lam.) Desv., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Ribes rubrum* L., *Poa sibirica* Roshev.

В растительности известьсодержащих и гранитоидных пород подгольцового и гольцового поясов проявляется не менее разительный контраст. В отличие от растительности гранитоидных пород на известьсодержащих породах не встречаются кассиопеевые (с *Cassiope ericoides* (Pall.) D. Don) и кустарниковые тундры с *Betula exilis* Sukacz., заросли *Sibbaldia procumbens* L. и *Rhododendron aureum* Georgi; скудно представлены субальпийские и альпийские луга. Это объясняется главным образом значительной сухостью карбонатных склонов, но также кальцефобностью сиббальдии, кашкары и особенно кассиопеи. В сырых моховых тундрах, встречающихся впрочем довольно редко, вместо сфагнового покрова развивается аулакомниевый с *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. Отсутствуют мечелистноосоковые тундры — с *Carex ensifolia* (Gorodk.) V. Krecz., а ли-

шайниковые тундры, столь типичные для гранитоидов, мало характерны. В них большое участие принимает дриада.

На известьсодержащих породах почти не встречаются заросли кедрового стланика и тощей березки, что, несомненно, связано с сухостью известковых склонов. Отсутствие же ивняков из *Salix divaricata* Pall. следует объяснять кальцефобностью этого вида. Зато только на карбонатных породах отмечены заросли кальцефильной *S. vestita* Pursch и более характерны, чем на гранитоидных породах, ковры низкорослой ивки *S. nasarovii* A. Skv.

Ряд отмеченных нами различий растительности наблюдается и в других высокогорьях. Так, на Баргузинском хребте, как указывает Л. Н. Тюлина (1967), на гольцах, сложенных карбонатными и основными породами, растительность характеризуется слабой ролью в ландшафте кедрового стланика и значительным развитием ивовых зарослей из *Salix lanata* L., *S. krylovii* E. Wolf, *S. glauca* L., а также дриады *Dryas punctata* Juz. в горно-тундровых и луго-пустошных ассоциациях.

На характеристике некоторых сообществ, специфичных для карбонатных субстратов, остановимся подробнее.

Лиственничные редины щебнистые дриадовые. Присущи выпуклым щебнистым карбонатным участкам. Нами описана редина на правобережье р. Уакит, на высоте около 1700 м. Лиственница Гмелина имеет высоту 4—6 м при диаметре ствола 10—15 см. Наземный покров такой же, как в случае типичной горной тундры. Господствует *Dryas punctata*, менее обильны *Carex rupestris*, *Androsace bungeana*, *Lloydia serotina* (L.) Reichb. Большое участие принимают горно-степные растения, приуроченные в высокогорьях к карбонатным породам — *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Crepis tenuifolia* Willd., *Phlojodicarpus villosus* Turcz., *Saussurea schanginiana*, *Gypsophila sambukii*. Встречается даже таежный кальцефил *Cypripedium guttatum* Sw. Местами отмечены кустики *Rhododendron dahuricum* L. Условия местообитания здесь, по-видимому, благоприятны для существования этих довольно теплолюбивых растений. Тонкий и редкий лишайниковый ковер образуют *Cetraria chrysantha* Tuck., *C. nivalis* (L.) Ach., *C. tilesii* Ach., *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm.

Лиственничные редины (из *Larix czekanowskyi* Scafer) с горно-тундровым покровом и обилием аркто-альпийских кальцефилов отмечает Тюлина (1967) и на выходах карбонатных пород Байкальского хребта (ключ Рытый). Однако в приведенном ею списке видов травяного покрова отмечены кальцефобы — *Salix sphenophylla* A. Skv. (*S. cuneata* Turcz.) и *Carex ensifolia*. Возможно, влияние подстилающей породы на участке произрастания этих видов было ослаблено.

Подгольцовые лиственничные редины с Байкальского и Южно-Муйского хребтов весьма напоминают приуроченные к карбонатным породам лиственничные редколесья, описанные в северотаежной полосе Средней Сибири (Тюлина, 1937, Лукичева, 1963).

В гольцовом поясе имеется довольно большой набор ассоциаций тундрового типа растительности, приуроченных к карбонатным породам.

Полидоминантные кустарничковые тундры с обилием различных видов кустарничков встречаются довольно редко на влажных склонах, обогащенных мелкоземом. Для примера приведем описание кустарничковой тундры с кобрезией на левобережье р. Уакит. Обильны низкорослые кустарнички и кустарники: *Salix berberifolia* Pall., *Rhododendron redowskianum* Maxim., *R. adamsii* Rehd., *Caragana jubata* (Pall.) Poir., а также стелющиеся *Dryas punctata* и *Salix reticulata* L. В травостое господствует *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. с участием многих видов разнотравья, среди которого отмечены *Callianthemum sajanense* (Regel) Witas., *Anemone sibirica* L., *Carex podocarpa* R. Br., *Pedicularis adamsii* Hult. и др. В Восточном Саяне на карбонатных породах Л. И. Малышев (1965) также отмечает заросли кустарничков, среди которых преобладают *Rhododendron adamsii* и *Dryas punctata*.

Дриадовые тундры. Более специфичны для карбонатных субстратов кустарничковые тундры с господством одной дриады. Большинство из них вообще не имеет аналогов среди тундр, развивающихся на кислых породах. Дриадовые тундры (без лишайников) занимают участки с крупнощебнистым, часто подвижным субстратом. Господствуют *Dryas punctata* Juz., *D. crenulata* Juz., реже встречается *D. octopetala* subsp. *sumneviczii*. Кое-где на участках местообитаний, характерных для *D. punctata*, отмечена *D. octopetala* subsp. *incisa* (Juz.) Malysch.

Осоково-точечнодриадовая тундра занимает более влажные участки щебнистых склонов. Кроме господствующей *D. punctata*, довольно обильны кальцефильные осоки: *Carex stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz., *C. rupestris*, а также *Kobresia myosuroides*. Отмечены довольно многочисленные представители кальцефильного разнотравья: *Astragalus kaufmannii* Kryl., *Oxytropis heterotricha* Turcz., *Thalictrum alpinum* L., *Hedysarum dasycarpum* Turcz., а также растения более или менее индифферентные к карбонатным субстратам: *Pedicularis oederi* Vahl, *Parnassia palustris* L. Характерно присутствие кальцефильного кустарника *Rhododendron adamsii* и стелющегося кустарничка *Arctous erythrocarpa* Small.; изредка встречается *Salix berberifolia*, более индифферентно относящаяся к карбонатным породам. Участие лишайников незначительно.

При возрастании влажности щебнистых склонов травяной покров становится более пышным, а его видовой состав меньше зависит от карбонатности субстрата. Облигатно кальцефильные виды отсутствуют. На таких участках описана разнотравно-точечнодриадовая тундра. В травостое принимают участие преимущественно индифферентные к кальцию виды: *Pedicularis oederi*, *P. amoena* Adams ex Stev., *Anemone sibirica*, *Carex fuscidula* V. Krecz., *Hedysarum inundatum* Turcz.; однако отмечены также несколько высокогорных кальцефилов — *Kobresia myosuroides*, *Androsace bungeana*, *Oxytropis heterotricha* — и горно-степных растений, поднимающихся в высокогорья преимущественно по карбонатным склонам: *Carex macrogyna* Turcz. ex Steud., *Patrinia sibirica*, *Saussurea schanginiana*; кроме того, встречается кустарник *Caragana jubata*.

На влажных участках, обогащенных мелкоземом, ниже снеговых завалов в условиях повышенной нивальности встречается алтайскоовсяницево-дриадовая тундра с участием субальпийских осок и разнотравья: *Carex sabynensis* Less., *Ligusticum mutellinoides* subsp. *alpinum* (Ledeb.) Thell., *Dracocephalum grandiflorum* L. и др. Из несомненных кальцефилов отмечены лишь *Dryas punctata* и *Thalictrum alpinum*.

Среди тундр с господством *Dryas punctata* отмечается также ряд, связанный с повышением сухости, увеличением количества тепла и плодородия почвы. Тундры такого типа занимают выпуклые щебнистые склоны южной экспозиции в нижней (а иногда и в верхней) части гольцового пояса. Это точечнодриадовые тундры со значительным участием горно-степных видов: *Aster alpinus* L., *Gypsophila sambukii*, *Carex macrogyna*, *Torularia humilis*, *Patrinia sibirica*, *Draba lanceolata*.

Тундры с господством *Dryas punctata* отмечались изредка и на кислых породах. Но там они характеризовались более бедным видовым составом и отсутствием кальцефильных и горно-степных видов. Сообщества дриадовых тундр с горно-степными видами на кислых породах вообще не встречались.

Приуроченность точечнодриадовых тундр к известьсодержащим породам отмечается также на Баргузинском хребте и в Восточном Саяне (Тюлина, 1967; Малышев, 1965).

Кратко охарактеризуем тундры с господством *Dryas crenulata*. Разнотравно-осоково-мелкогородчатодриадовая тундра встречается на выпуклых щебнистых склонах с небольшим количеством мелкозема, где влияние карбонатного субстрата сказывается в наибольшей степени. Господствует *Dryas crenulata*. Довольно обильна *Carex stenocarpa*. Травяной покров несплошной и довольно низкий. Насчитывается 14 видов. В травостое принимают участие преимущественно кальцефильные виды: *Oxytropis*

alpicola Turcz., *Tofieldia coccinea* Rich., *Carex rupestris*, *Kobresia simpliciuscula* (Wahlb.) Mackenz., *K. myosuroides*. *Androsace bungeana* и стелющаяся ива *Salix reticulata*.

При еще большей сухости и щебнистости субстрата появляются следующие две ассоциации.

Скальноосоково-мелкогородчатодриадовая тундра. Травостой еще более низкорослый и бедный видами, зато почти все они настоящие кальцефилы. Наряду с дриадой господствует *Carex rupestris*, местами большое участие принимает *Baeothryon uniflorum* (Trautv.) Egor. Отмечены *Tofieldia coccinea*, *Androsace bungeana*, *Draba kamtschatica* Andrz., *Saxifraga oppositifolia* L. и *Pedicularis amoena*.

Изредка встречаются отдельные талломы лишайников: *Cetraria tilesii*, *C. chrysantha*, а также *Alectoria ochroleuca*.

Кобрезиево-мелкогородчатодриадовая тундра. Господствуют *Dryas crenulata* и *Kobresia simpliciuscula*. Другие виды немногочисленны и мало обильны. Травы и кустарнички покрывают 40% площади. Местами отмечены лишайники: *Cetraria tilesii*, наиболее выносливый к щебнистости субстрата, и *Thamnolia vermicularis*.

Дриадовые тундры с *Dryas octopetala* subsp. *sumneviczii* встречаются на наиболее прогреваемых южных склонах в верхней части лесного пояса, в подгольцовом и нижней части гольцового пояса. Отмечена лишь ассоциация сумневичеводриадовых тундр, характеризующаяся значительным участием горно-степных видов: *Gypsophila sambukii*, *Carex macrogyna*, *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg., *Patrinia sibirica*, *Thymus serpyllum* L. s. l., *Phlojodicarpus villosus*, *Potentilla nivea* L., *Stellaria petraea* Bunge, *Draba lanceolata*, *Aster alpinus* L. Сама дриада Сумневича также, по-видимому, не высокогорное, а скорее горно-степное растение.

Все названные типы дриадовых тундр отличались отсутствием лишайникового ковра. Последний развивается лишь на участках, не подверженных раздуванию мелкозема и интенсивным подвижкам щебнистого субстрата.

Лишайниково-дриадовые тундры. Точечнодриадово-осоково-кладониевая тундра встречается на мелкощебнистых и мелкоземистых влажных участках. В травяно-кустарничковом покрове господствуют *Dryas punctata*, *Carex stenocarpa*, очень обильны низкорослые *Rhododendron adamsii* и *Salix reticulata*. Отмечены *Tofieldia coccinea*, *Hedysarum inundatum*, *Pedicularis oederi*, кустарники *Rhododendron redowskianum* и *Salix saxatilis*. Лишайники образуют мощный сплошной ковер. Господствует *Cladonia* aff. *sylvatica* (L.) Hoffm., реже встречаются *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., *C. rangiferina* (L.) Web.

Дриадово-лишайниковые и лишайниково-мелкогородчатодриадовые тундры (с *Dryas crenulata*). Несколько ассоциаций этих тундр образует довольно четкий ряд по мере увеличения сухости и щебнистости субстрата.

В начале ряда стоит осоково-мелкогородчатодриадово-кладониевая тундра. Травяно-кустарничковый ярус негустой. Более обильны *Dryas crenulata* и кальцефильная осока *Carex rupestris*, а также *C. melanocarpa* и *C. sabynensis*. Изредка встречаются *Paraquilegia microphylla* (Royle) J. Drumm. et Hutch., *Saxifraga oppositifolia*, *Tofieldia coccinea* и др.

Лишайниковый покров почти сплошной, образован *Cladonia* aff. *sylvatica*, реже встречаются *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *C. chrysantha*, *Alectoria ochroleuca*.

Кладониево-осоково-мелкогородчатодриадовая тундра располагается на более сухих участках. Она характеризуется большим обилием дриады и кальцефильных осок (*Carex rupestris*, *C. macrogyna*) и вообще присутствием большего количества кальцефильных видов (в том числе *Salix recurvigemmis* A. Skv.). Условия увлажнения, по-видимому, наиболее благоприятны для развития *Dryas crenulata*. Дальнейшее увеличение сухости приводит к ее угнетению. Состав лишайникового покрова такой же, как у предыдущей ассоциации.

Две следующие ассоциации характеризуются еще большей сухостью и щебнистостью субстрата.

Цетрариево-осоково-мелкогородчатодриадовая тундра характеризуется негустым травяно-кустарничковым покровом (покрытие 0.4). Более обильны *Dryas crenulata*, *Carex macrogyna*, *C. rupestris*, *C. stenocarpa*, встречаются также *Tofieldia coccinea*, *Pedicularis adamsii* и др. Лишайниковый покров несплошной (покрытие 0.7). Преобладают цетрарии: *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *C. chrysantha*, встречается *Cladonia* aff. *sylvatica* и *Alectoria ochroleuca*.

Цетрариево-осоково-кобрезиево-мелкогородчатодриадовая тундра. Господствует *Dryas crenulata*. Обильна кальцефильная осока *Carex rupestris* и кобрезии — *Kobresia simpliciuscula* и *K. myosuroides*. Реже встречаются представители разнотравья, в том числе *Senecio resedifolius* Less., *Hedysarum inundatum*, *Erigeron flaccidus* (Bunge) Botsch. и др. Всего в покрове насчитывается 16 видов.

Лишайниковый ковер покрывает 80% поверхности. Обильна *Cetraria chrysantha*, реже встречаются *Cladonia* aff. *sylvatica*, *Cetraria islandica* и *Alectoria ochroleuca*.

Специфическими для карбонатных субстратов являются также осоковые и кобрезиевые тундры, в которых обычно принимает участие дриада (*Dryas punctata*, *D. crenulata*). Имеется довольно большой набор ассоциаций этих тундр.

Осоковые и кобрезиевые тундры. На мелкоземисто-щебнистых склонах, где долго залеживается снег, встречается точечнодриадово-узкоплодноосоковая тундра. Господствует *Carex stenocarpa*, обильна *Dryas punctata*. Реже встречаются виды разнотравья: *Anemone sibirica*, *Callianthemum sajanense* (Regel) Witas., *Polygonum ellipticum* Willd. ex Spreng. Отмечены факультативные кальцефилы: *Androsace bungeana*, *Tofieldia coccinea*. На некоторых участках роль кальцефилов более значительна. Отмечены высококальцефильные виды: *Kobresia simpliciuscula*, *Thalictrum alpinum*, *Salix reticulata*, *Caragana jubata*.

Эти тундры близки к разнотравно-дриадовым, отличаясь от них бо́льшим обилием осоки, снижением роли дриады и разнотравья.

Осоково-мелкогородчатодриадово-кобрезиевая тундра встречается на сырых мелкоземистых участках в днищах ледниковых каров. Господствуют *Kobresia simpliciuscula*, *Carex stenocarpa* и *Dryas crenulata*. Изредка встречаются *Androsace bungeana*, *Pedicularis oederi*, *Thalictrum alpinum*, *Anemone sibirica*.

На участке с довольно мощным скоплением мелкозема дриада малоконкурентноспособна и уступает место дерновинным осокам и кобрезии. Отмечены следующие сообщества: кобрезиево-осоковая тундра с *Carex stenocarpa* и *Kobresia simpliciuscula* и более сухая с *Carex macrogyna* и *Kobresia simpliciuscula*. В последней присутствует довольно большой набор видов разнотравья, в том числе *Anemone sibirica*, *Silene chamarensis* Turcz., *Callianthemum sajanense*, *Thalictrum alpinum* и др. Изредка встречаются кальцефильные кустарники — *Caragana jubata* и *Salix recurvigemmis*. На сухих хорошо прогреваемых участках отмечены сообщества с господством *Kobresia simpliciuscula*, *K. myosuroides* и с участием *Dryas crenulata*. Другие виды немногочисленны и мало обильны.

На кислых гранитоидных породах также встречаются осоковые тундры, но в них господствуют преимущественно другие виды. Преобладают мечелистноосоковые тундры. Узкоплодноосоковые тундры с *Carex stenocarpa* мало характерны. Они обычно имеют обедненный видовой состав и отличаются отсутствием дриады. Кобрезиевые сообщества на кислых породах встречаются редко. Они образованы только *Kobresia myosuroides*.

Приуроченность к карбонатным породам кобрезиевых сообществ, а также узкоплодноосоковых тундр отмечает также для Восточного Саяна Малышев (1963, 1965).

Алекториевые тундры встречаются на плоских малоснежных щеб-

нистых вершинах гор. Они более характерны для кислых субстратов, но встречаются и на известняках. Описаны следующие ассоциации.

Кобрезиево-алекториевая тундра. Травяной покров изреженный, обильны *Kobresia simpliciuscula* и *Carex stenocarpa*, изредка встречаются *Dryas crenulata*, *Androsace bungeana*, *Saxifraga oppositifolia* и др.

Лишайниковый покров также несплошной. Участки почти голого щебня занимают до 40% площади. Господствует *Alectoria ochroleuca*, менее обильна *Cetraria chrysantha*.

Осоково-мелкогородчатодриадово-алекториевая тундра (с *Dryas crenulata*). В травяно-кустарничковом ярусе обильны дриада, кальцефильные осоки: *Carex rupestris*, *C. stenocarpa* или *C. macrogyna*, встречается кобрезия — *Kobresia simpliciuscula*, *K. myosuroides*, местами *Baeothryon uniflorum*. Среди видов разнотравья также преобладают кальцефилы: *Tofieldia coccinea*, *Oxytropis heterotricha*, *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm., *Hedysarum dasycarpum*.

Отмечены горно-степные растения: *Gypsophila sambukii*, *Torularia humilis*, *Patrinia sibirica*. В лишайниковом покрове преобладает алектория, реже встречаются *Cetraria chrysantha*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *C. tilesii*, *Cladonia* aff. *sylvatica*.

В алекториевых тундрах, развивающихся на кислых породах, сходным является только лишайниковый покров. В составе травяно-кустарничкового яруса обильны растения, совершенно отсутствующие на известняках: *Salix sphenophylla*, *Cassiope ericoides*, *Hierochlöe alpina* (Sw.) Roem. et Schult.

Сырые местообитания на известьсодержащих породах встречаются довольно редко. Тем не менее нами были описаны пушицево-моховые и осоково-пушицевые тундры.

В пущицево-моховых тундрах (с господством *Aulacomnium turgidum* и *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey.) большинство видов свойственно сходным сообществам, развитым на некарбонатных породах. Однако обращают на себя внимание отсутствие или небольшое обилие характерного для заболоченных тундр кальцефоба *Carex ensifolia* и, наоборот, присутствие некоторых кальцефилов, избегающих кислых пород: *Salix recurvigemmis*, *S. reticulata*, *Thalictrum alpinum*. Там, где влияние вод, содержащих кальций, более значительно, в покрове довольно обильна *Dryas crenulata*.

Осоково-пушицевые тундры (с господством *Carex stenocarpa* и *Eriophorum humile* Turcz. ex Steud.), встречающиеся на карбонатных породах, также отличаются наличием названных кальцефильных ив и отсутствием *Carex ensifolia*. Своеобразна на карбонатных породах разреженная растительность россыпей. Россыпи карбонатной породы встречаются редко, по-видимому, на участках с повышенной тектонической активностью. Крупные отдельности карбонатных пород очень быстро подвергаются разрушению и превращаются в щебень. Растительность свежих крупнощебнистых россыпей представлена отдельно растущими экземплярами *Woodsia glabella* R. Br., *Asplenium ruta-muraria* L., *Stellaria peduncularis* Bunge, *Draba lanceolata*, *Salix recurvigemmis*, *Poa glauca* Vahl, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa* (Adams) Hult., т. е. насыщена скальными и горно-степными кальцефилами.

В заключение отметим, что приведенные нами данные о высокогорной растительности Станового нагорья на известьсодержащих породах свидетельствуют о значительном сходстве ее с растительностью карбонатных высокогорий Южной Сибири (Восточный Саян) и основных, но некарбонатных пород Восточной Якутии. Для Станового нагорья и Восточного Саяна характерно широкое распространение дриадовых тундр, кобрезиевых сообществ, узкоплодноосоковых тундр. Однако детали строения растительного покрова, несомненно, отличны. В высокогорьях северо-восточной Якутии (Сунтар-Хаята) на основных, но некарбонатных по-

родах также развиты дриадовые тундры и кобрезиевые сообщества, однако они обогащены видами, отрицательно относящимися к кальцию: *Cassiope ericoides*, *C. tetragona* (L.) D. Don, *Ledum palustre* L. (Юрцев, 1964). С другой стороны, именно высокогорьям Сунтар-Хаята свойственны алекториево-дриадовые тундры, встреченные на Становом нагорье, но, по-видимому, отсутствующие в Восточном Саяне. Таким образом, обогащение высокогорной флоры Станового нагорья кальцефильными видами, осуществлявшееся преимущественно со стороны гор Южной Сибири (Иванова, 1973), не было связано с миграцией уже сложившихся ценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Высокогорная флора Станового нагорья. (1972). — Иванова М. М. (1973). О приуроченности растений к горным породам на Становом нагорье. Бот. ж., 58, 9. — Короткий М. Ф. (1916а). Степные явления в Баргузинской тайге (экспедиция на р. Мую). Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане в 1914 г. Переселенч. упр. СПб. — Короткий М. Ф. (1916б). Экспедиция на Мую Забайкальской области. Предварительный отчет об организации и исполнении работ по исследованию почв Азиатской России в 1914 г. Переселенч. упр. СПБ. — Лукичева А. Н. (1963). Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. — Лукичева А. Н. (1972). Закономерности вертикальной поясности растительности, связанные с особенностями рельефа и горных пород (на примере Байкальского хребта). В кн.: Геоботанические исследования и динамика берегов и склонов на Байкале. — Малышев Л. И. (1963). Растительность Восточного Саяна в пределах Бурятской АССР. Научные чтения памяти М. Г. Попова, чтение 5. Иркутск. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского края у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., 63. — Тюлина Л. Н. (1967). О типах поясности растительности на западном и восточном побережьях Байкала. В кн.: Геоботанические исследования на Байкале. — Юрцев Б. А. (1964). Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (восточная Якутия). Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 16.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР,
г. Иркутск.

Получено 24 III 1975.

УДК 581.524.4 (571.511+571.56+571.568)

О. И. Сумина

ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БУГРОВ-БАЙДЖАРАХОВ В СВЯЗИ С ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКИМ РАСПРОСТРАНЕНИЕМ

O. I. SUMINA. PECULIARITIES OF VEGETATION OF HILLOCKS-BAYDZHERAKHS WITH RESPECT TO THEIR GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

Массивы бугров-байджарахов, возникающие в результате термокарста, широко распространены в Арктике. В разных районах их растительность имеет сходные черты. Это проявляется в существовании ряда типов бугров (тундровый, эродированный, луговинный) и ложбин (злаково-кустарничково-моховой, злаково-моховой), которые встречаются в массивах байджарахов если не повсеместно, то достаточно широко.

В Арктике основным фактором, вызывающим неоднородность растительного покрова, является рельеф, происхождение которого обусловлено в основном криогенными явлениями. В зависимости от размеров элементов рельефа находится не только величина относительно однородных участков растительности, но и порядок их сочетания. Нанорельефу соответствует мозаичный растительный покров, микрорельефу и мезорельефу — комплексный, причем элементы комплекса в свою очередь могут быть мозаичными. При этом степень сложности неоднородного растительного покрова увеличивается.

Один из примеров такой неоднородности — растительность массивов байджарахов. Бугры-байджарахи — специфическая форма рельефа Арк-

тики. Они образуются в результате термокарста — вытаивания почвенных полигонально-жильных льдов. Географическое распространение байджарахов тесно связано с областью развития этих льдов. Граница ее изменялась: в ледниковую эпоху она была значительно продвинута к югу,[1] а в настоящее время лежит в пределах зоны современной вечной мерзлоты. Наибольшее распространение полигонально-жильные льды получили в Азии и на Аляске, где подземное оледенение преобладало над наземным (Марков, 1956; Попов, 1962; Зубаков, 1965, и др.).

К сожалению, в зарубежной литературе имеется очень мало упоминаний о байджарахах (Péwé, 1954; Brown, 1970; Brown, Kupsch, 1974), поэтому, учитывая наличие полигонально-жильных льдов, можно только ориентировочно указать районы, где возможно существование байджарахов. По Г. В. Горбацкому (1951), ископаемые льды встречаются на побережье заливов Эшшольца и Коцебу, в долинах рек Ноатак и Кобук (Аляска), на некоторых островах Канадского арктического архипелага, на равнинных территориях от Большого Медвежьего озера до Гудзонова залива.

Для территории СССР наиболее полные сведения о распространении байджарахов можно найти у Б. А. Тихомирова (1948, 1958), который включает в зону их развития не только Якутию (и Новосибирские острова), но и Таймыр, центральную часть Ямала, полуостров Канин.[2] Столь широкая область распространения байджарахов вызывает вопрос: существует ли сходство между их растительностью в разных районах? Мы попытаемся ответить на него, опираясь на литературные источники и собственные материалы, собранные в 1973 г. в окрестностях бухты Марии Прончищевой (Восточный Таймыр) и в 1974 г. на о. Котельном (Новосибирские острова).

Массив байджарахов представляет собой группу довольно правильно расположенных (по отношению друг к другу) бугров (высота 0.5—5 м, диаметр 3—12 м), разделенных ложбинами шириной 3—7 м. Площадь массива может варьировать от 3000 до 100 000 м^2 (обычно бугры занимают около 40% территории).

Различия экологических режимов на буграх и в ложбинах (дренаж, количество солнечной радиации, снеговой покров, ветровая эрозия и т. д.) вызывают различия в их растительности. Обычно массивы байджарахов приурочены к склонам. Это тоже сказывается на растительном покрове: бугры (как и ложбины) верхней части и подножия склона заметно отличаются друг от друга. Таким образом, даже в пределах одного массива обнаруживаются значительные отличия растительных группировок при сравнении не только бугров с ложбинами, но и бугров с буграми и ложбин с ложбинами. Вместе с тем существует известная повторяемость группировок, вызванная сходством экологической обстановки в определенных участках массивов. Это позволяет выделять по растительности типы бугров и ложбин, что и было нами сделано для о. Котельного; бугры разделены здесь на 5 типов: 1) злаково (*Alopecurus alpinus*,[3] *Poa alpigena* и др.) -ивково (*Salis polaris*) -моховые (*Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ditrichum flexicaule* и др.) пятнистые тундровые; 2) злаково(*Alopecurus alpinus* и др.)-ивково (*Salix polaris*)-лишайниковые (*Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Lecanora*, *Caloplaca*) тундровые; 3) разнотравно-(*Oxyria digyna* и др.)-злаковые (*Alopecurus alpinus*, *Poae*) луговинные; 4) разреженно-разнотравно(*Cochlearia groenlandica* L., *Drabae*)-злаковые (*Phippsia algida*, *Puccinellia angustata*) эродированные; 5) разнотравно-

---

[1] Реликтовый термокарстовый рельеф встречается на территории Русской равнины вплоть до Курской, Белгородской и Черниговской областей (Величко, Бердников, 1975).

[2] По данным А. И. Попова (1959), на полуостровах Канин и Ямал встречаются не байджарахи, а плоскобугристые торфяники, имеющие аналогичный генезис.

[3] Виды цветковых приводятся по «Арктической флоре СССР»; авторы указаны только для видов, не вошедших в выпуски «Арктической флоры». Мхи даны по «Определителю. . .» А. Л. Абрамовой и др. (1961).

(*Draba macrocarpa* Adams, *Saxifraga cernua* L., *Stellaria edwardsii* и др.)-лишайниковые (*Lecidea* и др.) нивальные.

Предварительно установлены 4 типа ложбин: 1) злаково(*Alopecurus alpinus* и др.)-ивково(*Salix polaris*)-моховые (*Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus uncinatus* и др.); 2) лисохвостово-моховые; 3) разнотравно (*Ranunculus sabinii*, *Oxyria digyna* и др.)-моховые (*Distichium capillaceum* и др.) обедненные; 4) пестроразнотравно (*Saxifraga caespitosa* L., *Draba macrocarpa* и др.)-лишайниковые (*Pertusaria*, *Fulgensia* и др.) (Сумина, 1975). В одном массиве обычно наблюдаются 2—3 типа бугров и примерно столько же типов ложбин.

В настоящей работе мы попытаемся выяснить, насколько выделенные типы характерны для массивов байджарахов других районов.[4] В литературе данных по этому вопросу немного. Кроме того, статьи, в которых есть хотя бы краткое описание растительности байджарахов, относятся только к двум географическим точкам: Новосибирским островам (Городков, 1956; Александрова, 1963, 1968, 1970; Михайлов, 1963) и устью р. Лены (Тихомиров, 1938; Дорогостайская, 1959). В большинстве этих работ растительность байджарахов описана очень сжато и обобщенно, что затрудняет сравнение.

К сожалению, сказанное в полной мере относится и к характеристике растительного покрова байджарахов о. К о т е л ь н о г о, данной Б. Н. Городковым (1956). Материал не позволяет судить о том, какие типы бугров наблюдал автор. Описанные им (Городков, 1956 : 51) первые этапы зарастания днищ оврагов в общих чертах напоминают выделенные нами разнотравно-моховые обедненные ложбины.

На о. Б о л ь ш о м Л я х о в с к о м В. Д. Александровой (1963, 1968) был описан термокарстовый комплекс — одна из разновидностей массивов байджарахов. Недавно образовавшиеся бугры несут остатки тундровой дернины (возможно, что это «тундровые лишайниковые» байджарахи по нашей терминологии), более старые — растительность «луговинного типа с преобладанием лисохвоста, с примесью мятликов и часто большим количеством *Oxyria digyna*» (Александрова, 1963 : 25). Последние бесспорно можно отнести к типу луговинных бугров. В цитированной работе приведена также характеристика зоогенных группировок на байджарахах. Не выделяя особо таких сообществ, мы рассматриваем их как зоогенные варианты того или иного типа. Ложбины в термокарстовом комплексе, описанные Александровой, несколько напоминают выделенные нами лисохвостово-моховые и злаково-ивково-моховые пятнистые.

Для о. Ф а д д е е в с к о г о И. С. Михайлов (1963) указывает байджарахи, которые можно отнести к типу эродированных.

Таким образом, на Новосибирских островах разными исследователями описаны байджарахи по меньшей мере трех типов. Изученные ложбины по ряду признаков тоже можно отнести к трем типам.

Работы, проведенные в окрестностях бухты Т и к с и (Тихомиров, 1938; Дорогостайская, 1959), содержат более детальную характеристику растительности байджарахов.

Б. А. Тихомиров (1938) обращает основное внимание на динамику растительных группировок в связи с этапами формирования «торфяно-землистых байджарахов», образующихся вдоль русел ручьев. В приводимых им конкретных описаниях следует отметить большое количество кустарников и кустарничков (проективное покрытие 30—40%), а также осоковидных. На «молодых» буграх значительная роль принадлежит сфагнам (до 40% покрытия). Аналогов этих бугров на Новосибирских островах нет, так как кустарники и сфагновые мхи для высокой Арктики

---

[4] Естественно, что флористические различия районов вызовут некоторые затруднения при сопоставлении материалов. Сравнивая типы бугров (или ложбин), признаками сходства мы считаем не видовой состав сообществ, а соотношение таких групп, как мхи, лишайники, цветковые (кустарнички, травянистые и т. д.), характер их распределения на поверхности субстрата, форму бугра, его положение в рельефе (на склоне) и пр.

ТАБЛИЦА 1

Основные климатические характеристики бухты Прончищевой (Восточный Таймыр) и острова Котельного (Новосибирские острова) *

Климатические показатели	Бухта Марии Прончищевой	О. Котельный (пролив Санникова)
Температура воздуха, °С		
среднегодовая	—14.0	—14.9
среднеиюльская	4.0	2.3
среднефевральская	—28.2	—31.4
Годовая сумма осадков, мм	302	255
Среднегодовая влажность воздуха, %	87	91
Среднегодовая скорость ветра, м/сек.	5	6
Дата установления устойчивого снежного покрова	21 IX	18 IX
Дата схода снежного покрова	21 VI	22 VI

* Данные взяты из «Справочника по климату Советской Арктики» (1973, 1974).

не характерны. Более поздние стадии развития байджарахов очень напоминают выделенный нами луговинный тип бугров. Кроме того, так называемые «мертвые» байджарахи явно являются вариантом эродированного типа бугров.

На п-ове Быковском Е. В. Дорогостайская (1959) описала очень сходные группировки, приуроченные к разным стадиям развития бугров: от полигона бугристо-мочажинного болота до сформировавшегося типичного байджараха. Приведенные в ее работе данные позволяют выделить бугры луговинного типа, эродированные, а также бугры первых стадий развития — с кустарниками, кустарничками и сфагнами.

Интересно, что «кустарниковый» тип бугров был отмечен Н. В. Матвеевой (неопубликованные данные) и на о. Б. Бегичев, причем по своему положению — на перегибах склонов к водоразделам, форме и размерам эти байджарахи очень близки к буграм тундрового типа.

Нам представляется возможным все типы бугров разделить на 2 группы. В первую войдут типы «молодых» бугров, еще только формирующихся, имеющих растительность, близкую к исходной — той, которая была на месте образовавшегося массива. Ко второй группе надо отнести типы бугров, которые образуются под влиянием специфических условий, складывающихся в массивах байджарахов по мере их развития. К первой группе относятся бугры тундровые лишайниковые и тундровые пятнистые, а также «кустарниковые» бугры, описанные Тихомировым и Дорогостайской; ко второй — эродированные, луговинные, нивальные.

Таким образом, ознакомление с литературными данными показывает, что сведения о массивах байджарахов крайне ограничены как в геоботаническом (мало конкретных описаний, особенно для ложбин), так и в географическом аспектах (исследованы главным образом Новосибирские острова и окрестности бухты Тикси). Материал, собранный нами на Восточном Таймыре, позволяет провести более детальное сравнение.

Прежде чем определить, насколько типы бугров и ложбин, распространенные в окрестностях бухты Прончищевой, повторяют типы, описанные для о. Котельного, дадим краткую характеристику климата, флоры и растительности этих районов.

Сопоставление основных климатических показателей (табл. 1) обнаруживает значительное сходство природных условий в обеих точках.

Бухту Прончищевой и о. Котельный следует относить к подзоне арктических тундр. Основными особенностями растительности, выраженными

в одинаковой мере и в окрестностях б. Прончищевой, и на приморских низменностях о. Котельного, являются: а) отсутствие кустарников, б) малое видовое разнообразие кустарничков (это главным образом *Salix polaris*), в) замещение осоки *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* в плакорных тундровых сообществах ожиками (*Luzula confusa*, *L. nivalis*).

Флористический состав цветковых беден. В б. Прончищевой (неопубликованные данные Н. В. Матвеевой) 93 вида, на о. Котельном 89 видов (учитывая сборы И. Н. Сафроновой, которые расширяют список Б. Н. Городкова (1956), насчитывающий 75 видов, еще на 14 видов).

При описании байджарахов в б. Прончищевой нами отмечено 55 видов цветковых, что составляет 59% флоры, на о. Котельном — 48 видов (54%), причем среди них нет ни одного вида, который встречался бы исключительно в массивах байджарахов. Эти данные позволяют утверждать, что массивам байджарахов не свойственна обособленная специфическая флора.

Сравнительный анализ флористического состава цветковых, отмеченных в массивах байджарахов, приведен в табл. 2 (относительное обилие некоторых видов лишайников и мхов из-за трудности их определения в поле не было выявлено с одинаковой детальностью, поэтому эти данные здесь не рассматриваются). Коэффициент флористического сходства, рассчитанный по формуле Жаккара (Jaccard, 1901), составляет 53.5%. В обоих районах максимальное число видов относится к семействам *Cruciferae*, *Gramineae*, *Saxifragaceae* и *Caryophyllaceae*. Обращает на себя внимание высокий уровень сходства видового состава семейств, что объясняется большим количеством циркумполярных видов и близкими климатическими условиями районов. Обычными доминантами являются: *Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa* и др. Одинаково характерны для массивов байджарахов б. Прончищевой и о. Котельного мхи: *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Polytrichum alpinum*, *Timmia austriaca*, *Drepanocladus uncinatus*; из лишайников перечислим лишь некоторые: *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer., *Stereocaulon alpinum* Laur., *Cetraria ericetorum* Opiz., *C. cucullata* (Bellardi) Ach., *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl., *Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt, *Lecanora epibryon* Ach., *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge, *Pachyospora verrucosa* (Ach.) Mass., *Psoroma hypnorum* (Vahl.) Gray и др.

ТАБЛИЦА 2

Флористический состав цветковых массивов байджарахов

Семейство	Число видов		Число общих видов	Коэффициент сходства, %
	б. Прончищевой	о. Котельный		
Gramineae	8	9	7	80.0
Cyperaceae	1	2	1	50.0
Juncaceae	3	3	3	100.0
Liliaceae	1	1	1	100.0
Salicaceae	2	1	1	50.0
Polygonaceae	1	1	1	100.0
Caryophyllaceae	8	5	4	44.5
Ranunculaceae	2	5	2	40.0
Papaveraceae	1	1	1	100.0
Cruciferae	9	9	6	50.0
Saxifragaceae	9	7	5	45.5
Rosaceae	3	1	1	33.3
Primulaceae	1	1	1	100.0
Boraginaceae	2	1	1	50.0
Scrophulariaceae	3	—	—	0
Compositae	1	1	1	100.0
Всего видов	55	48	36	53.5
Число семейств	16	15	—	—

Таким образом, в общих чертах наблюдается значительное сходство флор массивов байджарахов обоих районов. Особенностью б. Прончищевой является присутствие *Novosieversia glacialis* (Adams) Bolle, нередко очень обильной на байджарахах.

В окрестностях б. Прончищевой были описаны бугры четырех типов: тундровые пятнистые, тундровые лишайниковые, луговинные и эродированные. В табл. 3 приведены фрагменты описаний этих бугров в сопоставлении с данными для о. Котельного.

Тундровые пятнистые бугры в обоих районах имеют небольшую высоту (около 0.5 м), приплюснуто-округлую форму. Растительность на них очень сходна с водораздельной ивково-лишайниково-моховой пятнистой тундрой, где содоминантами *Salix polaris* являются *Luzula confusa* и злаки (*Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*).

Тундровые лишайниковые бугры несколько выше: 0.5—1 м. По растительности они также напоминают плакорную тундру, но лишайники (особенно накипные), а не мхи играют здесь ведущую роль. Отличительной чертой этого типа бугров является заметная доля разнотравья: *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia* L., *Draba macrocarpa*, *Papaver polare* (Tolm.) Perf., *Potentilla emarginata* Pursh.

Луговинные бугры физиономически легко отличаются от остальных. Они имеют округлую форму и сложены крупными глыбами суглинка, отделенными друг от друга глубокими узкими трещинами. Размеры глыб луговинных бугров б. Прончищевой от 50×70 до 40×80 см, на о. Котельном — от 30×40 до 40×50 см. Общее покрытие растительности велико. Задернованность байджарахов в б. Прончищевой выше, причем характерно преобладание мхов, а не лишайников, как на о. Котельном. Местоположение луговинных бугров (обычно они приурочены к нижним участкам пологих склонов) обеспечивает достаточную снеговую защиту зимой, но быстрый сход снега весной. Этот режим благоприятствует обильному развитию цветковых, главным образом злаков. На о. Котельном, кроме них, большое покрытие на луговинных буграх создает *Oxyria digyna*.

Эродированные бугры на о. Котельном очень разнообразны. К ним относятся и самые высокие (до 5 м) конусовидные байджарахи, и плоские, не превышающие 0.5 м. Аналогичные последним эродированные бугры были описаны в б. Прончищевой. При анализе роли мхов, лишайников и цветковых в растительных группировках обнаруживается большое сходство байджарахов обоих районов. Некоторые различия наблюдаются в видовом составе. Так, на эродированных буграх в б. Прончищевой может сохраняться довольно много *Salix polaris*. Байджарахи обоих районов нередко физиономически сходны: на голом суглинке выделяются отдельные особи вида, образующего крупные куртины. В б. Прончищевой таким видом является *Novosieversia glacialis*, а на о. Котельном — *Puccinellia angustata*.

Ложбины в массивах байджарахов на побережье б. Прончищевой довольно однообразны. Все они (за исключением группировок с *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*) оказались близки к типу злаково-ивково-моховых, описанному для о. Котельного, где мы выделяли две разновидности таких ложбин: пятнистые и мелкобугорковые. Последние отличались в основном только более сомкнутой дерниной (общее покрытие растительности 90—98%). Аналогично обстоит дело и в б. Прончищевой (табл. 4).

В ложбинах массивов б. Прончищевой содоминантом нередко выступает *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*. Такие ложбины трудно отнести к особому типу, так как в остальном они очень сходны со злаково-ивково-моховыми.

Таким образом, для б. Прончищевой описан один тип ложбин. Видимо, массивы этого района более старые, о чем свидетельствует их общий облик: отсутствие крупных эродированных бугров [5] и слабозадернован-

---

[5] Такие бугры встречаются только по краю берега бухты, где эрозия идет постоянно.

ТАБЛИЦА 3

Основные характеристики бугров

Основные характеристики	Тип бугра							
	тундровый пятнистый		тундровый лишайниковый		луговинный		эродированный	
	о. Котельный	б. Прончищевой	о. Котельный	б. Прончищевой	о. Котельный	б. Прончищевой	о. Котельный	б. Прончищевой
Диаметр, м	5	3—6	6—8	6—9	4—7	5—10	4—10	8—10
Высота, м	0.5	0.4—0.5	0.5—1	0.6—1	0.8—1.2	0.5—1.2	0.5—5	0.5—0.7
Проективное покрытие, %								
общее	50	70	60—70	40—50	60—70	90—95	20—25	20—30
мхов	40—50	50	10—15	25	10—20	45—90	5	5
лишайников	10—15	15	50	30	30—40	30—50	7	1—10
цветковых	35—40	60	30—40	35—40	50	70	20	15—20
доминантов и характерных видов:								
Salix polaris	20—25	25	10—20	20—25	20—25	25—50	—	1—10
Alopecurus alpinus	5—10	1	7—10	—	7—15	20—30	3	1—3
Luzula confusa	1—5	30	1—5	—	1—7	—	—	—
Saxifraga caespitosa	—	—	1—5	2—5	—	—	5	3
S. oppositifolia	—	—	—	2—5	—	—	—	—
Draba macrocarpa	—	—	1	2	—	—	3	1—5
Papaver polare	—	—	1	1—3	—	—	—	1
Oxyria digyna	—	—	—	—	10—15	—	—	—
Puccinellia angustata	—	—	—	—	—	—	7—15	—
Novosieversia glacialis	—	—	—	—	—	—	—	3—5

ТАБЛИЦА 4.

Основные характеристики растительных группировок ложбин

Основные характеристики	Злаково-ивково-моховой тип (варианты типа)			
	злаково-ивково-моховые пятнистые	злаково-ивково-моховые пятнистые	злаково-ивково-моховые мелкобугорковые	злаково-осоково-ивково-моховые
	о. Котельный	б. Прончищевой		
Проективное покрытие, %				
общее	60—70	50—60	95—100	75—90
мхов	60—70	50—55	95—100	75—90
лишайников:				
кустистых	20—30	5—35	+—5	7—20
накипных	+—10	+—15	+	+
цветковых	40—50	30—40	60—70	60—80
Доминантов:				
Salix polaris	20—30	20—25	40—45	40—60
Alopecurus alpinus	10—20	1—5	10—12	3—7
Arctagrostis latifolia	0—+	1—10	10—12	3—7
Poa alpigena	+—3	0—+	0—+	—
Luzula confusa	3—5	—	—	+
Oxyria digyna	5—7	—	—	—
Juncus biglumis	+—1	1—3	+	+
Carex ensifolia ssp. *arctisibirica*	—	—	—	10—30
Пятна суглинка, %	30—40	40—50	5	10—25

ных «свежих» ложбин. Восстановление растительного покрова здесь идет давно, что и отразилось прежде всего на ложбинах как местообитаниях с более благоприятными условиями.

Массивы бугров-байджарахов в Арктике распространены довольно широко. Наблюдается значительное сходство характера их растительности в разных районах. Пути развития массивов байджарахов похожи, что обусловливает существование ряда типов бугров и ложбин, встречающихся если не повсеместно, то достаточно широко. К ним относятся тундровые, эродированный и луговинный типы бугров, а также злаково-кустарничково-моховой и злаково-моховой типы ложбин. Как и всякая растительность, растительность байджарахов несет черты зональности и региональности. Это проявляется прежде всего во влиянии флоры района, предоставляющей тот или иной набор жизненных форм и видов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Александрова В. Д. (1963). Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского. В кн.: Новосибирские острова. — Александрова В. Д. (1968). Динамика растительности термокарстовых комплексов в арктической Якутии. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир. — Александрова В. Д. (1970). Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в Арктической Якутии. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир. — Величко А. А., В. В. Бердников. (1975). Вторая жизнь древней мерзлоты. Природа, 11. — Горбацкий Г. В. (1951). Природа зарубежной Арктики. — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного. Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 2. — Дорогостайская Е. В. (1959). О сменах растительности в связи с термокарстом на севере Якутии. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 12. — Зубаков В. А. (1965). Плейстоценовое оледенение северного полушария (статика криосферы). В кн.: Антропогеновый период в Арктике и Субарктике. — Марков К. К. (1956). Типы оледенения, распространение и развитие. Тр. Томск. гос. унив., 133. — Михайлов И. С. (1963). Эволюция почв и растительного покрова в северо-восточной части о. Фаддеевского. В кн.: Новосибирские острова. — Попов А. И. (1959). Карты мерзлотно-геоморфологических (перигляциальных) образований на территории СССР. Вопросы физической географии полярных стран, 2. — Попов А. И. (1962). Карта подземного оледенения (вечной мерзлоты) на территории севера Европейской части СССР и Сибири. Вопросы географического мерзлотоведения и перегляциальной морфологии. — Справочник по климату Советской Арк-

тики. Под ред. Л. С. Петрова (1973, 1974). 2 и 3. — Сумина О. И. (1975). Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). Бот. ж., 60, 9. — Тихомиров Б. А. (1938). О растительности бугров-байджарахов на севере Якутии. Природа, 11—12. — Тихомиров Б. А. (1948). О географическом распространении бугров-байджарахов на севере Евразии. Природа, 1. — Тихомиров Б. А. (1958). Некоторые вопросы динамики поверхностных образований Арктики в связи с генезисом бугров-байджарахов. В кн.: Вопросы физической географии. К 75-летию со дня рожд. акад. А. А. Григорьева. — Brown R. I. E. (1970). Permafrost in Canada; its influence on northern development. Toronto. — Brown R. I. E., W. O. Kupsch. (1974). Permafrost terminology. Assoc. committee on geotechnic. research, National Research Council of Canada, technical memorandum, 111, Ottawa. — Jaccard P. (1901). Distribution de la flore alpine dans le Bassin de Dranses et dans quelques régions voisines. Bull. Soc. vaudouse Sci., natur., 37. — Péwé T. L. (1954). Effect of Permafrost on cultivated fields, Fairbanks area, Alaska. U. S. Geol. Survey Bull., 989-F.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 11 XII 1975.

УДК 581.3 : 581.48 : 58 : 582.452.6

З. И. Никитичева, Э. С. Терёхин

РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ И ПРОРОСТКА *OROBANCHE PALLIDIFLORA* WIMM. ET GRAB. (*OROBANCHACEAE*)

Z. I. NIKITICHEVA, E. S. TERYOKHIN. DEVELOPMENT OF THE SEED AND GERM IN *OROBANCHE PALLIDIFLORA* WIMM. ET GRAB. (*OROBANCHACEAE*)

Проведено исследование семезачатка, семени и проростка *Orobanche pallidiflora*. Описаны особенности строения завязи и развития плацент. Подтверждено представление о двуплодолистиковой природе завязи заразиховых. Отмечено, что у этого вида развитие семезачатка, макроспорогенез, развитие зародышевого мешка, эндосперма и зародыша сходны с этими же процессами у других представителей семейства. Обнаружено регулярное образование двухъядерных, гаусториальных клеток в основании развивающихся семезачатков *O. pallidiflora*. Исследован процесс перемещения запасных углеводов (крахмал) в тканях репродуктивных органов и эмбриональных структур. Изучено развитие проростка; при этом подтверждено представление о развитии с метаморфозом, свойственном высокоспециализированным паразитным цветковым. Отмечены корреляции между распределением крахмала и последовательными изменениями эфемерных тканей. Высказано мнение о необходимости распространения эмбриологических исследований паразитных цветковых растений на первые стадии развития проростков.

В результате ряда эмбриологических исследований выявлены общие структурные особенности репродуктивных органов и зародышей представителей семейства заразиховых (Glišić, 1929; Cassera, 1935; Tiagi, 1951, 1952, 1963, 1965, и др.). Однако эти исследования проводились в большинстве случаев вне связи с анализом образа жизни этих высокоспециализированных паразитных растений. Существенные изменения семезачатков, зародышей, эндосперма, происшедшие под влиянием паразитного образа жизни, оставались непонятыми с точки зрения их эволюционного становления.

Изучение эмбриологии паразитных цветковых растений с разной степенью приспособленности к паразитному существованию и с разными способами чужеядного питания, а также распространение эмбриологических исследований за пределы развития семени, на процессы прорастания (Терёхин, 1962, 1968а, б, 1973; Терёхин, Никитичева, 1968; Никитичева, 1971, и др.) позволили установить некоторые закономерности эволюционных преобразований, происходящих при длительном воздействии на растение паразитного образа жизни.

Настоящая работа является продолжением исследований в области эволюционной экологической эмбриологии паразитных цветковых. В качестве объекта исследования взята заразиха бледноцветковая *Orobanche*

pallidiflora, произрастающая на северной границе ареала заразиховых в европейской части СССР. Материал собран в бассейне р. Лады (Ленинградская область), где *O. pallidiflora* паразитирует на *Cirsium oleraceum* Scop.

Заразиха бледноцветковая — высокоспециализированное бесхлорофильное растение с неветвящимся генеративным стеблем высотой 20—40 см, покрытым крайне редуцированными листьями-чешуями.

Нами было изучено развитие семезачатка, семени и проростка *O. pallidiflora*. Для получения проростков была использована методика Кадри и Тьюфика (Kadry, Tewfic, 1956). В качестве растения-хозяина использовался *Cirsium oleraceum*. Обработка эмбриологического материала проводилась по общепринятой цитологической методике. Препараты окрашивались генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем-Ж в гвоздичном масле.

Результаты исследования

Строение завязи. Завязь *O. pallidiflora* верхняя, одногнездная, с четырьмя париетальными плацентами. Стенка завязи снабжена двумя дорзальными пучками (рис. 1 и 2), поднимающимися по столбику до двухлопастного рыльца. Наличие двух дорзальных пучков, а также обнаруженные в верхней части молодой завязи (рис. 1, *б*, *в*) стерильные выступы краев двух плодолистиков, разделяющие плаценты, свидетельствуют о том, что завязь *O. pallidiflora* образована двумя плодолистиками. Плаценты, таким образом, не срастаются в месте срастания плодолистиков, а развиваются в самостоятельные структурные образования. Это подтверждает наиболее распространенную точку зрения на завязь заразиховых и противоречит выводам Тиаги (1962) о четырехплодолистиковой природе завязи *Orobanchaceae*.

До образования семезачатков у *O. pallidiflora* происходит интенсивный рост плацент, что приводит к значительному увеличению фертильной поверхности. На каждой плаценте возникают сотни плотно расположенных друг возле друга семезачатков. У основания плацент формируются проводящие сосудистые пучки, от которых в ткань плаценты отходят редкие прокамбиальные тяжи. Они заканчиваются слепо, не доходя до оснований многочисленных семезачатков (рис. 2). Следовательно, у *O. pallidiflora* массивные плаценты, содержащие большое количество крахмала, являющегося основным источником питательных веществ для развивающихся семезачатков, имеют редуцированную проводящую систему. Это кажется несколько парадоксальным, но находит свое объяснение, если учитывать многочисленность семезачатков. Очевидно, физически невозможно обеспечить каждый из столь плотно расположенных семезачатков собственным проводящим пучком. В связи с этим, как нам кажется, меняется структурная основа передвижения питательных веществ: снабжение семезачатков через проводящую систему заменяется током веществ из клетки в клетку. Особую «гаусториальную» роль при этом играют, вероятно, ценоцитные клетки, возникающие в основании семезачатков, ценоцитное состояние зародышевого мешка, а затем гаусториальные структуры эндосперма.

Развитие семезачатка. В плаценте *O. pallidiflora* перед образованием семезачатков можно различить два типа ткани (рис. 1 и 3). Эпидерма и субэпидерма состоят из клеток прямоугольной формы с густой цитоплазмой и крупным ядром, делящихся только антиклинально. Ткань, расположенная под субэпидермой, состоит из крупных овальных вакуолизированных паренхимных клеток, содержащих крахмал. Деления этих клеток строго не ориентированы.

Образование семезачатка происходит в результате сопряженных антиклинальных делений клеток эпидермы и субэпидермы и периклинальных делений лежащей под ними паренхимной клетки (рис. 4 и 5). Клетка субэпидермы на вершине семезачатка становится археспориальной (рис. 5).

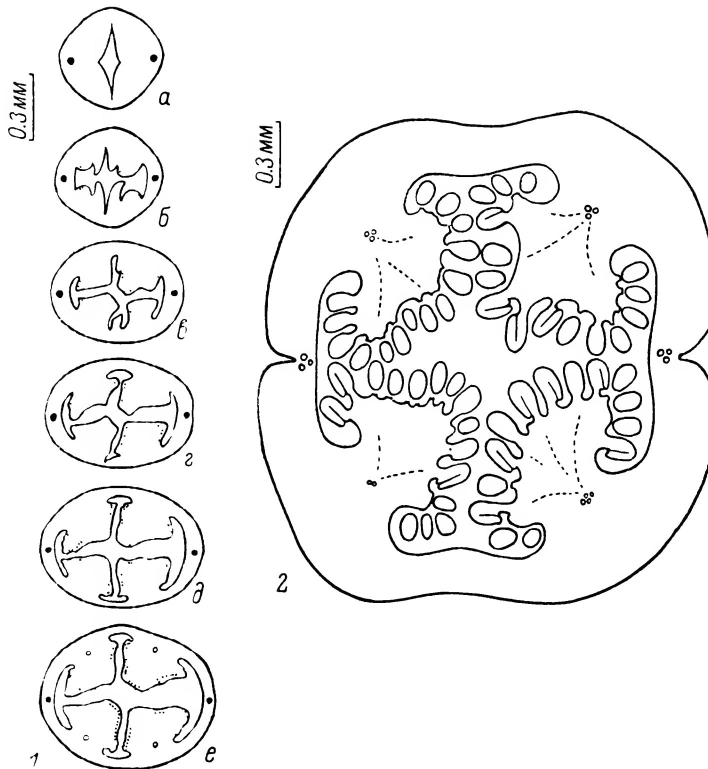


Рис. 1, 2. Строение завязи *Orobanche pallidiflora.*

1 — поперечные срезы на разных уровнях (*а*—*е*) формирующейся завязи, *2* — поперечный срез через завязь на стадии опыления.

Четко выраженная ко времени появления семезачатков зональность плаценты свидетельствует, по-видимому, о том, что у *O. pallidiflora*, как и у других заразиховых, образование семезачатков складывается из двух основных этапов: подготовительного, в процессе которого формируется особая органообразующая ткань (эпидерма и субэпидерма), и этапа возникновения семезачатков из этой органообразующей ткани. Семезачаток *O. pallidiflora* уже на стадии образования археспория редуцирован по числу составляющих его клеток по сравнению с семезачатками слабоспециализированных паразитов из близкородственных норичниковых (наши неопубликованные данные).

Начало развития интегумента связано с периклинальными делениями клеток эпидермы семезачатка, окружающей макроспороцит (рис. 6). Интенсивное развитие интегумента происходит во время макроспорогенеза и развития зародышевого мешка (рис. 7—9).

Однослойный нуцеллус семяпочки разрушается на ценоцитной стадии развития зародышевого мешка (рис. 8). Внутренний эпидермис интегумента после разрушения нуцеллуса дифференцируется в эндотелий (рис. 9), морфологически слабо выраженный до начала развития эндосперма.

По мере развития семезачатка происходит постепенное перемещение крахмала из плаценты в ткани семеножки (рис. 6), затем в эпидерму халазальной части семезачатка (рис. 7), а во время формирования зародышевого мешка — в эпидерму интегумента (рис. 8 и 9).

Для *O. pallidiflora* характерно закономерное образование двухъядерных клеток в основании формирующихся семезачатков (рис. 4). Двухъядерные ценоцитные клетки функционируют в период образования археспория, макроспороцита и макроспор (рис. 5—7) и, вероятно, играют гаусториальную роль в транспорте веществ к этим структурам. Отсутствие крахмала в двухъядерных клетках, граничащих с клетками, богатыми

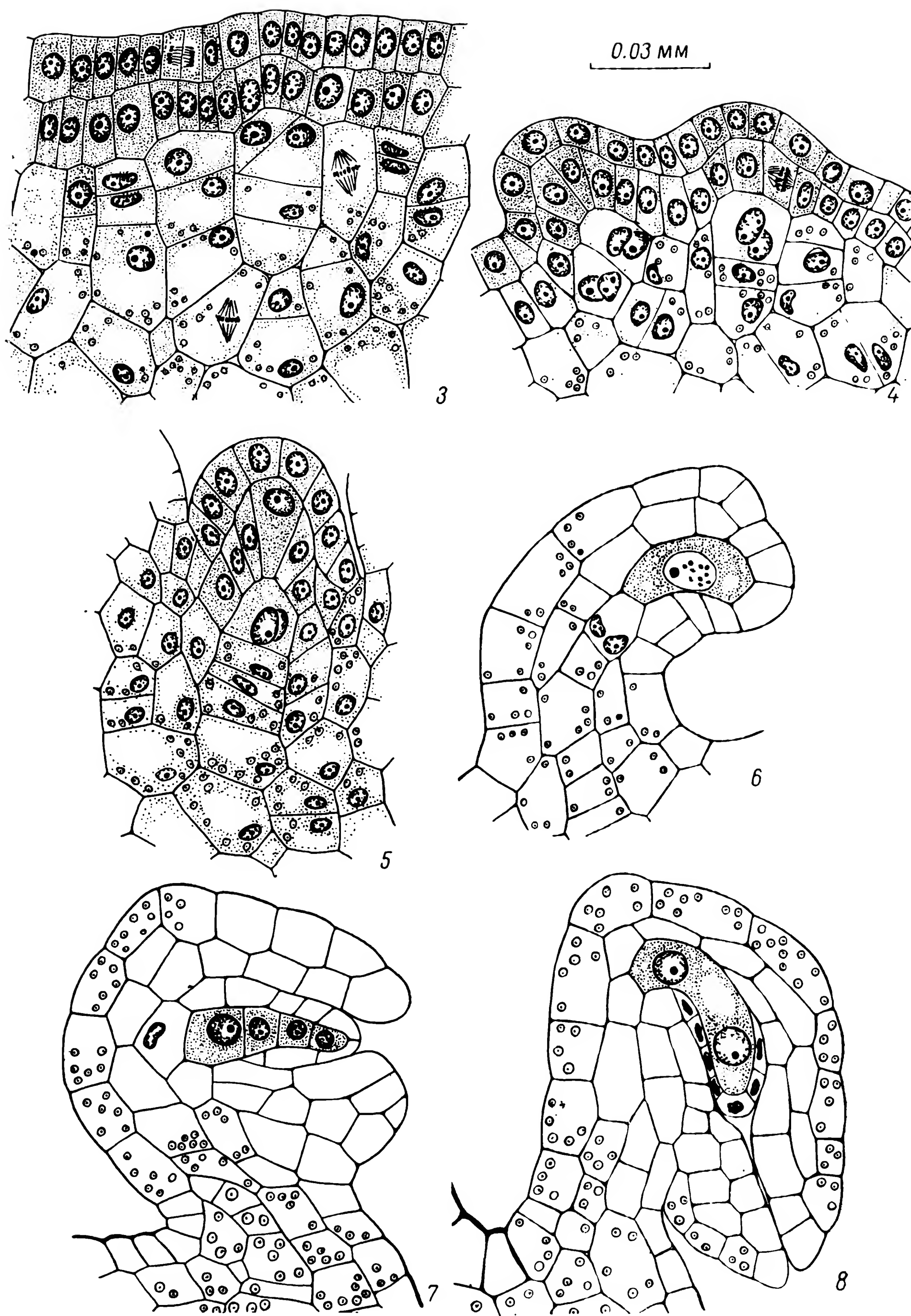


Рис. 3—8. Формирование семезачатка *Orobanche pallidiflora*.

3 — участок плаценты до начала формирования семезачатка, 4—8 — последовательные стадии формирования семезачатка.

крахмалом, свидетельствует, вероятно, и об их трансформирующей функции. Среди других заразиховых двухъядерные клетки на ранних стадиях развития семяпочки были обнаружены у *Phelypaea coccinea* (Терёхин, 1966).

После дифференциации семезачатка *O. pallidiflora* на ткани и органы проводящую функцию выполняют, по-видимому, узкие клетки прокамбиального типа, формирующиеся в семеножке (рис. 8 и 9).

Формирование анатропного семезачатка *O. pallidiflora* заканчивается ко времени созревания зародышевого мешка (рис. 9). В зрелом семезачатке нуцеллус полностью разрушен. Интегумент состоит из 3—4 слоев клеток (в свободной, не сросшейся с семеножкой части).

Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения. Зародышевый мешок *O. pallidiflora* развивается из халазальной макроспоры (рис. 7) по нормальному типу, проходя в процессе формирования через дву- и четырехъядерное ценоцитное состояние (рис. 8). Зрелый зародышевый мешок семиклеточный (рис. 9), полярные ядра сливаются перед оплодотворением. Процесс оплодотворения происходит нормально. Обе синергиды (как разрушенная пыльцевой трубкой, так и целая) продолжают существовать на первых этапах развития семени.

Клетки антипод после оплодотворения зародышевого мешка становятся густоплазменными, физиологически активными. Они сохраняют жизнеспособность в течение значительного периода развития семени, находясь в контакте с халазальным гаусторием (рис. 10—13), и дегенерируют обычно после его отмирания.

Развитие эндосперма. После оплодотворения ядра центральной клетки зародышевого мешка происходит интенсивное развитие эндосперма клеточного типа. Последовательность делений такова: первое деление в клетке зачатка эндосперма поперечное, второе, происходящее в микропилярной дочерней клетке, продольное (рис. 10). Далее обе вновь образовавшиеся микропилярные клетки делятся поперечно, образуя при этом инициали собственно эндосперма и микропилярного гаустория (рис. 11).

Клетки собственно эндосперма делятся сначала только в направлении, перпендикулярном его оси (рис. 12). Затем клетки двурядного эндосперма начинают делиться в разных направлениях, и эндосперм принимает веретеновидную форму (рис. 13). Наиболее интенсивно размножение клеток эндосперма происходит во время роста зиготы и первых делений проэмбрио — до стадии квадрантов (рис. 10—13). Затем митотическая активность клеток эндосперма затухает, клетки увеличиваются в объеме, вакуолизируются, в их цитоплазме происходит интенсивное накопление запасного крахмала. Несколько позднее (в период дифференциации эмбриодермы в зародыше) эндосперм принимает окончательную овальную форму, вакуоли в его клетках исчезают, крахмальные зерна заполняют цитоплазму. Наружные стенки оболочек клеток поверхностного слоя эндосперма утолщаются (таблица, *1*, см. вклейку).

Клетки эндосперма, примыкающие к микропилярным гаусториям (рис. 12, 13) и расположенные двурядно, характеризуются прямоугольной формой, небольшими размерами, густой цитоплазмой без запасного крахмала. Топография и структура этих клеток подтверждают существующее представление (см. Jyengar, 1939; Tiagi, Sankla, 1963, и др.) об участии клеток «перешейка» в проведении питательных веществ от гаусториев к собственно эндосперму.

Изучение развития гаусториев *O. pallidiflora* выявляет их роль как структур, активно участвующих в проведении питательных веществ из тканей материнского организма в эндосперм.

Халазальная гаусториальная клетка, отделившаяся после первого поперечного деления эндосперма, почти не увеличивается в размере, но претерпевает определенные структурные изменения. Ее ядро делится без цитокинеза (рис. 11). Клеточная оболочка со стороны интегументального тапетума заметно утолщается. В центре клетки образуется большая вакуоль, а цитоплазма и оба ядра сосредоточиваются на халазальном конце клетки, контактирующем с жизнедеятельными клетками антипод (рис. 12 и 13). Халазальный гаусторий функционирует без разрушения окружающих клеток семезачатка. Он участвует в транспорте питательных веществ из плаценты как одно из звеньев морфологически отчетливо выявляющейся системы структур — халазальный гаусторий, антиподы и прокамбиальные клетки семеножки, связанные с паренхимными, богатыми запасными веществами клетками плаценты. К тому времени, когда хала-

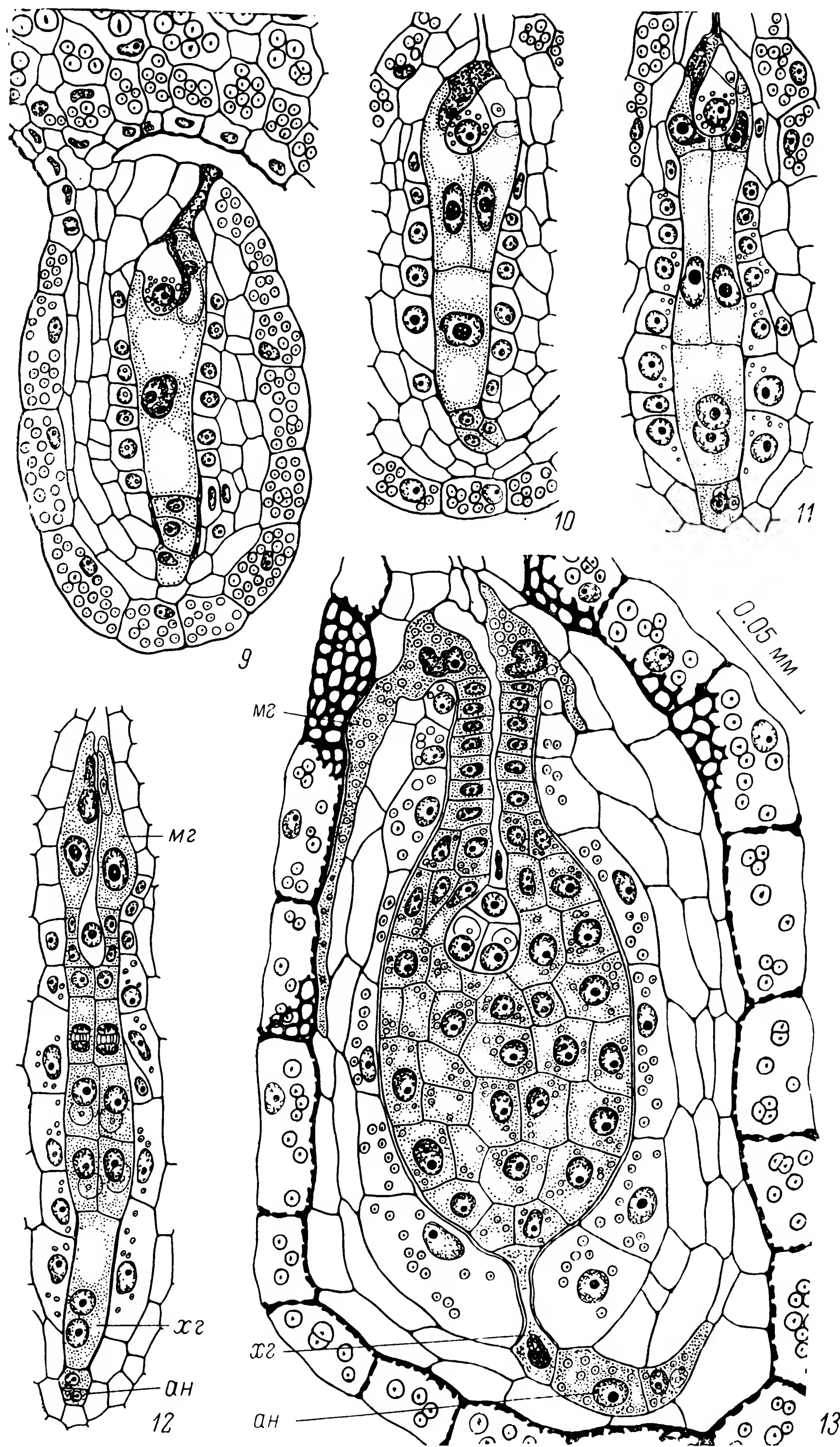


Рис. 9—13. Развитие семени *Orobanche pallidiflora* после оплодотворения.

9 — семезачаток с оплодотворенным зародышевым мешком, *10—12* — последовательные стадии развития эндосперма, *13* — строение семени на средней стадии развития (*мг* — микропилярный гаусторий, *хг* — халазальный гаусторий, *ан* — антиподы).

зальная гаусториальная клетка (обычно на стадии квадрантов или октантов проэмбрио) сжимается, образуя узкий канал с пикнотическими сгустками ядерного вещества, в клетках плаценты отмечается резкое снижение содержания крахмала, а в клетках эндосперма крахмал появляется в большом количестве (таблица, *1*).

Микропилярные гаусториальные клетки вскоре после своего образования становятся двухъядерными, а затем в результате слияния ядер — полиплоидными. Они образуют узкие ветвящиеся цитоплазматические выросты, внедряющиеся интерцеллюлярно (без разрушения клеток) в ткани интегумента, между богатыми крахмалом слоями наружной эпидермы и эндотелия (рис. 13). Ко времени максимального развития микропилярного гаустория (совпадающего со стадией образования октантов у зародыша) крахмал почти полностью исчезает из этих слоев и аккумулируется в клетках эндосперма. Дегенерация микропилярного гаустория начинается с отростков гаусториальных клеток и происходит одновременно с разрушением ткани интегумента. Базальные части клеток гаустория, содержащие остатки ядер и крахмал, сохраняются дольше, почти до созревания семени.

Некоторая разновременность в развитии (а следовательно, и в функционировании) микропилярного и халазального гаусториев может быть обусловлена особенностями их взаимосвязей с тканями, из которых они поглощают питательные вещества. В первую очередь используются резервы плаценты с помощью халазального гаустория. Затем микропилярный гаусторий абсорбирует питательные вещества, накопленные в самом семезачатке.

В развитии эндосперма *O. pallidiflora* можно выделить три периода. В период созревания зиготы происходят интенсивное размножение клеток эндосперма и дифференциация его на различные по структуре и функции ткани (рис. 10—12). В период развития раннего проэмбрио происходит специализация ткани собственно эндосперма как резерва запасных питательных веществ (рис. 13, таблица, *1*). В период развития позднего глобулярного проэмбрио наблюдается резорбция содержимого внутренних клеток эндосперма (таблица, *2*).

В целом эндосперм *O. pallidiflora* характеризуется весьма значительной редукцией его клеточной массы (таблица, *1*, *2*).

Эмбриогенез. До первого деления зигота *O. pallidiflora* вытягивается в длинную трубку (рис. 10—12) с ядром и цитоплазмой в ее апикальном конце. Деление зиготы происходит лишь на определенном этапе развития эндосперма. Первая поперечная перегородка делит зиготу на две неравные клетки — апикальную *ca* и базальную *cb*. Из клетки *cb* формируется подвесок, состоящий из двух-трех вытянутых, бедных цитоплазмой клеток. Их основная функция заключается, по-видимому, в снабжении первых этапов развития зародыша питательными веществами и в продвижении зародыша в глубь эндосперма. Клетки подвеска дегенерируют на стадии квадрантов зародыша (рис. 13).

Базальный полюс зародыша формируется из верхней производной клетки *cb*, которая делится двумя косыми перегородками, отделяющими инициальную клетку коры *iec* от эпидермальных клеток *ico*. Дальнейшая дифференциация инициалей радикулы не происходит.

Апикальная клетка *ca* двуклеточного проэмбрио образует квадранты и октанты. Дифференциация эмбриодермы в зародыше *O. pallidiflora* имеет свои особенности. В клетках нижнего этажа октантов отделение эмбриодермы происходит обычным образом, путем периклинальных делений этих клеток. Процесс дифференциации эмбриодермы в клетках верхнего этажа октантов нарушен: деления в них не синхронны и не всегда определенно ориентированы. Они происходят как в периклинальном, так и в антиклинальном направлениях. Вследствие этого четкий слой эмбриодермы в апикальной части зародыша *O. pallidiflora* не образуется.

Дифференциация инициалей периблемы и плеромы в зародыше *O. pallidiflora* не происходит. Митозы прекращаются на стадии раннего глобу-

лярного проэмбрио. Более детально эмбриогенез *O. pallidiflora* описан нами ранее (Никитичева, 1971).

При созревании зародыша его клетки несколько разрастаются. При этом в базальной части зародыша клетки сохраняют меристематический характер, а в апикальной становятся более крупными, паренхиматозными, в них появляются крахмальные зерна (таблица, *2*).

Морфогенетические потенции недифференцированного на органы зародыша выявляются в послесеменной период его развития.

Формирование семенной оболочки. В ткани интегумента семезачатка после оплодотворения происходят значительные структурные изменения. В клетках эпидермы интегумента образуются характерные пористые утолщения внутренних и радиальных стенок, интенсивно красящиеся генциан-виолетом вследствие отложения в них лигнина. Процесс лигнификации оболочек начинается с микропилярного района, и уже ко времени деления зиготы все клетки эпидермы семезачатка приобретают утолщения, типичные для сформированной семенной оболочки заразиховых.

После оплодотворения в клетках эпидермы интегумента некоторое время продолжается процесс накопления крахмала. Этот крахмал используется в дальнейшем при интенсивном развитии эндосперма (рис. 13).

Клетки эндотелия по мере роста эндосперма растягиваются в длину, увеличиваются в объеме (рис. 13) и вакуолизируются. Примыкающие к эндосперму и радиальные стенки клеток эндотелия несколько утолщаются. Перед делением зиготы в клетках эндотелия появляется запасной крахмал, который используется в период развития зародыша до стадии отделения эмбриодермы.

В период созревания семени в тканях интегумента происходят интенсивные деструктивные процессы, затрагивающие прежде всего срединные клеточные слои, а затем клетки эндотелия (таблица, *1*, *2*). В клетках эпидермы интегумента расходуются остатки крахмала и цитоплазмы, разрушается наружная клеточная стенка, а лигнифицированные внутренние и радиальные стенки составляют оболочку семени.

Строение зрелого семени. Зрелое семя *O. pallidiflora* имеет очень небольшие размеры (в среднем 0.36×0.20 мм) и относительно простую структуру (таблица, *2*). Семенная оболочка образована лигнифицированными стенками эпидермы интегумента. Непосредственно под семенной оболочкой находится эндосперм, за исключением микропилярной области семени, где сохраняется несколько клеток интегумента. Поверхность эндосперма покрыта кутикулой.

Клетки наружного слоя эндосперма богаты крахмалом. Наружные стенки этих клеток, образующие поверхность эндосперма, сильно утолщены. Внутренние клетки эндосперма опустошены, ядра их деструктурированы, однако оболочки клеток сохраняются.

Зародыш в зрелом семени не дифференцирован на органы, состоит из относительно небольшого числа клеток (около 20 клеток на продольном медианном срезе), имеет глобулярную форму, содержит запасные вещества (крахмал). Таким образом, все структуры семени *O. pallidiflora* значительно редуцированы.

Прорастание семени и послесеменное развитие зародыша. Семена *O. pallidiflora* стимулируются к прорастанию выделениями корней растений-хозяев. Вследствие этого прорастают только те семена, которые расположены вблизи от корня хозяина — в радиусе около 5 мм.

Прорастание зародыша начинается с растяжения клеток его базальной области. В результате этого процесса образуется зачаток гаустория в виде трубкообразного выроста длиной 1—3 мм (таблица, *3*).

Клетки апикальной области зародыша выполняют, очевидно, гаусториальную функцию, мобилизуя в развивающийся базальный полюс питательные вещества из эндосперма. В этот период прорастания клетки поверхностного слоя эндосперма, заполненные в зрелом семени крахмалом, опустевают (таблица, *3*). Крахмал исчезает также из клеток зародыша. Таким образом, первый период прорастания зародыша — образование

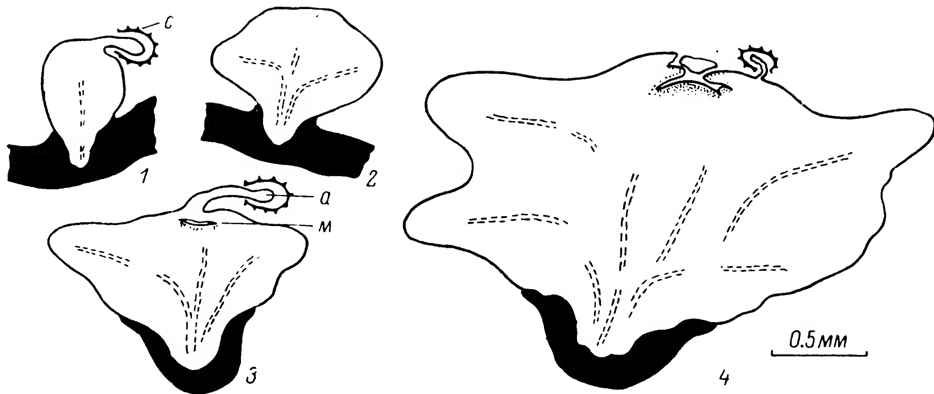


Рис. 14. Послесеменное развитие зародыша-протосомы *Orobanche pallidiflora*.

1 — молодой проросток, внедрившийся в корень растения-хозяина, *2*, *3*, *4* — проросток на разных стадиях формирования меристемы апекса побега (*с* — оболочка семени, *а* — апикальная часть зародыша, *м* — меристема апекса побега).

гаустория — обеспечивается как запасными веществами самого зародыша, так и запасными веществами эндосперма.

Дальнейшее развитие проростка зависит от того, осуществится ли контакт с корнем растения-хозяина. Проростки, не достигшие питающего корня, погибают вследствие исчерпания пластических и энергетических ресурсов семени.

Проростки, достигшие корня растения-хозяина, внедряются в него и устанавливают контакт с его проводящей системой. Ткань проростка над местом внедрения в корень разрастается, образуя каллюсообразный «клубенек» (рис. 14, *1*, таблица, *4*), состоящий первоначально из однородных паренхимных клеток. Затем в основании «клубенька» формируются сосудистые элементы, которые образуют как бы единую систему с сосудистой системой питающего корня. Очень быстро проводящие пучки разветвляются и пронизывают ткань «клубенька». В проростке накапливаются запасные вещества (крахмал).

Когда «клубенек» достигает определенного размера (около 0.7 мм в диаметре), в нем начинается образование меристематических участков — инициальных зон апекса побега и вторичных гаусториев (рис. 14, *2*). Из эндогенного участка меристемы, возникающего в терминальной области «клубенька», обычно под отмирающей частью проростка (рис. 14, *3*, таблица, *5*), формируются апекс побега и первые чешуи. Затем уже в результате деятельности самого апекса развиваются еще несколько чешуй (рис. 14, *4*) и начинается интенсивный рост генеративного побега.

С образованием эндогенного апекса побега апикальная часть зародыша, выполнившая гаусториальную функцию в эндосперме, отмирает внутри семени.

Таким образом, у зародыша *O. pallidiflora* образование апекса побега и первых чешуй (вероятно, сопоставимых с семядолями) сдвинуто на послесеменной период. В отличие от автотрофных растений и слабоспециализированных паразитных растений процесс органообразования у зародыша заразихи, происходящий после перехода проростка к чужеядному питанию, обеспечивается пластически и энергетически не за счет ресурсов семени или материнского растения, а за счет ресурсов растения-хозяина.

Процесс прорастания зародыша *O. pallidiflora* сходен с описанным нами процессом прорастания зародыша *O. crenata* (Терёхин, Никитичева. 1968) и характеризуется развитием с метаморфозом (Терёхин, 1968б): отсутствием морфогенетических потенций апикальной части зародыша, униполярным прорастанием зародыша, возвращением проростка к биполярному развитию в результате формирования адвентивного апекса в ткани, производной радикулярной области зародыша.

Обсуждение

В развитии репродуктивных и эмбриональных структур *Orobanche pallidiflora* и в процессе прорастания семени выявлены определенные закономерности. Они выражаются в последовательной смене зон митотической активности; морфологических изменениях, в результате которых структура из растущей и потребляющей преобразуется в запасающую и становится питательной основой для развития последующих структур; в динамике крахмала, постепенно «перемещающегося» из плаценты в клетки интегумента, а затем через гаусториальные структуры в эндосперм, а из него — в зародыш и проросток; в последовательной дезинтеграции и отмирании эфемерных структур: нуцеллуса и трех макроспор, эндоспермальных гаусториев, антипод, интегумента, эндосперма и, наконец, апикальной области редуцированного зародыша.

Интересно, что, несмотря на весьма значительную редукцию семезачатка, зародыша и эндосперма *O. pallidiflora*, они представляют собой пример высоко скоррелированной системы. Это является еще одним доказательством ранее установленного факта (Терёхин, 1968а, 1973), что редукция упомянутых выше структур происходила путем постепенного «недоразвития» редуцирующихся структур, путем последовательной аббревиации терминальных стадий развития.

Результаты изучения развития семени *O. pallidiflora* дают новые доказательства того, что редукция семезачатка, зародыша и эндосперма паразитных цветковых тесно связана с особенностями послесеменного периода развития, чужеядным существованием этих растений.

Можно сказать, что биологический смысл особенностей онтогенеза *O. pallidiflora*, как и других заразиховых, может быть понят только при широком эмбриологическом изучении, распространяющемся и на период послесеменного развития. Здесь уместно напомнить, что зоологи трактуют термин «эмбриональное развитие» значительно шире, нежели эмбриологи-ботаники. Изучение паразитных цветковых растений, и в том числе настоящее исследование *O. pallidiflora*, свидетельствует, как нам кажется, о необходимости расширения границ понятия «эмбриология» и в применении к растениям.

Изучение послесеменного развития *O. pallidiflora* показывает еще на одном примере особенности развития с метаморфозом высокоспециализированных паразитных цветковых. Полностью элиминированный в процессе эволюции первичный апекс побега у зародыша *O. pallidiflora* замещается адвентивным в процессе смены униполярного развития проростка биполярным, посредством оригинальной эндогенной передифференцировки в терминальной области проростка — «клубенька». В этой связи очевидно, что ограничивать эмбриологическое исследование стадией зрелого семени в данном случае — значит следовать формальной традиции.

O. pallidiflora, как и другие заразиховые, является исключительно удобным объектом для перехода от познания закономерностей развития отдельных эмбриологических структур к исследованию как более частных, так и более общих морфогенетических корреляций, а также выяснению их сущности через сопряженное изучение морфогенетических и биологических корреляций. Нам представляется, что именно в этом направлении будет происходить дальнейшее развитие эмбриологии паразитных цветковых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Никитичева З. И. (1971). Эмбриогенез некоторых паразитирующих видов из семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Бот. ж. 56, 1. — Терёхин Э. С. (1962). Эмбриология грушанок и вертляниц в связи с их биологией и систематическим положением. Автореф. канд. дисс. Л. — Терёхин Э. С. (1966). Эмбриология *Orobanchaceae*. I. *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir. Бот. ж., 51, 11. — Терёхин Э. С. (1968а). К проблеме редукции зародыша паразитных покрытосеменных растений. В кн.: Морфология высших растений. — Терёхин Э. С. (1968б). Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений-паразитов. ДАН СССР, 178, 4. — Терёхин Э. С. (1973).

Закономерности эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур паразитных *Angiospermae*. Автореф. докт. дисс. Л. — Т е р ё х и н Э. С., З. И. Н и к и т и ч е в а. (1968). Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. I. Метаморфоз. Бот. ж., 53, 1. — Т и а г и Я. Д. (1962). Анатомическое изучение сосудистого оснащения цветка некоторых видов сем. *Orobanchaceae* и *Scrophulariaceae*. Вестн. ЛГУ, сер. 6, 2. — C a s s e r a J. D. (1935). Origin and development of the female gametophyte, endosperm and embryo in *Orobanche uniflora*. Bull. Torr. Bot. Club, 62. — G l i š i ć L. M. (1929). Über die Endosperm und Haustorienbildung bei *Orobanche hederae* Duby und *O. gracilis* Sm. Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade, 2. — J y e n g a r C. V. K. (1939). Development of the embryosac and endosperm haustoria in some members of *Scrophulariaceae*. II. *Isoplexis canariensis* Lind. and *Celsia coromandeliana* Wahl. J. Ind. Bot. Soc., 18, 1. — K a d r y A. E. R., H. T e w f i c. (1956). Seed germination in *Orobanche crenata* Forssk. Svensk bot. tidskr., 50, 2. — T i a g i B. (1951). Studies in the family *Orobanchaceae*. III. A contribution to the embryology of *Orobanche cernua* Loeffl. and *O. aegyptiaca* Pers. Phytomorphology, 1, 3—4. — T i a g i B. (1952). Studies in the family *Orobanchaceae*. I. A contribution to the embryology of *Cistanche tubulosa* Wight. Lloydia, 15, 3. — T i a g i B. (1963). Studies in the family *Orobanchaceae*. IV. Embryology of *Boschniakia himalaica* and *B. tuberosa*, with remarks on the evolution of the family. Bot. Notiser, 116, 1. — T i a g i B. (1965). Studies in the family *Orobanchaceae*. VI. Development of the seed in *Conopholis americana* (L. Fil.) Wallr. Acta Bot. Acad. Sci. Hungar, 11, 1—2. — T i a g i B., N. S. S a n k l a. (1963). Studies in the family *Orobanchaceae*. V. A contribution to the embryology of *Orobanche lucorum*. Bot. Mag. Tokyo, 76.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 X 1975.

УДК 581.84 : 581.821.2 : 582.475.2

В. М. Еремин

АНАТОМИЯ КОРЫ ВИДОВ *PICEA* СОВЕТСКОГО СОЮЗА

V. M. E R E M I N. BARK ANATOMY OF *PICEA* SPECIES OF THE SOVIET UNION

Приводятся результаты анатомического исследования строения коры 8 видов *Picea*, произрастающих в естественных условиях на территории Советского Союза. Анализу подвергались образцы коры, взятые с разных высот модельных деревьев, находившихся в оптимальных условиях местообитания. Исследованные виды *Picea* характеризуются значительным сходством внутреннего строения коры; однако все они имеют целый ряд специфических черт, на основании которых составлен ключ для их определения по анатомическим признакам коры.

На территории СССР, по данным С. Я. Соколова и О. Я. Связевой (1965), естественно произрастает 9 видов *Picea*. Несколько иное количество видов (соответственно 10 и 8) указано во «Флоре СССР» (1934, т. I) и в сводке «Деревья и кустарники СССР» (1949, т. I).

Сведения по анатомии коры представителей рода *Picea*, естественно произрастающих в СССР, ограничены и касаются небольшого числа видов (Holdheide, 1951; Лотова, 1970; Раскатов, 1971, 1972; Еремин, Раскатов, 1971; Еремин, 1972, 1973, 1974а, б).

Известно, что хвойные, в том числе представители рода *Picea*, по анатомическим признакам древесины идентифицируются с трудом (Будкевич, 1961); видовая принадлежность образцов древесины часто не может быть определена. Оказалось, что анатомическое строение коры хвойных в диагностическом отношении имеет большее значение, чем строение древесины (Еремин, Раскатов, 1971, 1974; Еремин, 1972, 1973, 1974а, б). Это и побудило нас провести анатомический анализ коры всех видов указанного рода, обитающих в естественных условиях на территории нашей страны.

Для исследования анатомической структуры в 1969—1975 гг. нами были собраны образцы коры следующих видов: *Picea excelsa* Link[1] (БССР),

---

[1] Названия растений приведены по С. Я. Соколову и О. Я. Связевой (1965).

P. fennica Regel (Мурманская обл.), *P. obovata* Ledeb. (Амурская обл. и Хабаровский край), *P. koraiensis* Nakai (Приморский край), *P. schrenkiana* Fisch. et Mey. (Киргизская ССР), *P. glehni* Mast. (Сахалин), *P. ajanensis* Fisch. (Сахалин, Хабаровский край), *P. orientalis* (L.) Link (Грузинская ССР).

Образцы для исследования брались с октября по апрель в естественных лесных насаждениях с 80—100-летних деревьев. Для контроля использовали также образцы, взятые как с более старых, так и с более молодых растений. Например, максимальный возраст модельных деревьев у *P. fennica* составлял 300 лет. Модельные деревья были хорошо развиты и не имели внешних и внутренних признаков болезней. У каждого вида с нескольких деревьев брались одно- и двулетние побеги и по 4—5 образцов, равномерно размещенных по длине ствола. Образцы фиксировали в 96° спирте и выдерживали в смеси спирта и глицерина (1 : 1). Продольные и поперечные срезы готовили на санном микротоме; изготовление постоянных микропрепаратов и анатомический анализ проводили по обычной методике. Микропрепараты и фиксированный материал хранятся на кафедре ботаники и дендрологии Воронежского лесотехнического института (ВЛТИ).

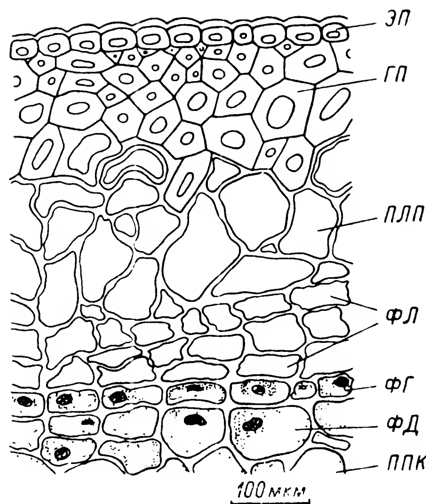


Рис. 1. Поперечный срез периферической части коры однолетнего побега *Picea orientalis* (L.) Link.

эп — эпидерма, *гп* — гиподерма, *плп* — паренхима листовых подушек, *фл* — феллема, *фг* — феллоген, *фд* — феллодерма, *ппк* — паренхима первичной коры.

Гистологическое строение коры елей изменяется по высоте ствола. Вследствие повторного заложения перидерм у елей формируется типичный ритидом, что дает основание относить их к корковым породам. После формирования ритидома отмершие ткани первичного происхождения слущиваются, поэтому в стволовой части в состав коры входят только ткани вторичного происхождения.

В сложении коры молодых побегов принимают участие как первичные, так и вторичные ткани: эпидерма, гиподерма, воздухоносная ткань, перидерма, первичная кора, флоэма (первичная и вторичная).

Эпидерма на побегах елей представлена одним слоем клеток, вытянутых вдоль побега. Радиальные и поперечные стенки извилистые, утолщены, особенно внешняя, имеют слоистое строение, одревесневшие. Снаружи на эпидерме развивается кутикула. За исключением *P. koraiensis* на эпидерме побегов елей довольно хорошо развиты многоклеточные трихомы. Жизнедеятельны клетки эпидермы только до заложения первой перидермы, но отмершие сохраняются на поверхности коры несколько лет.

Под эпидермой расположен слой склеренхимы — гиподермы, сложенной удлиненными толстостенными клетками: толщина стенок достигает 20 мкм. Толщина слоя гиподермы варьирует от 50 до 250 мкм. Над паренхимой листовых подушек (см. ниже) обычно располагается от 2 до 5 слоев клеток гиподермы, а в углублениях между листовыми подушками эта ткань образует участки, значительные по площади (на поперечном срезе). Л. И. Лотова (1970) отмечает, что у однолетних побегов *P. orientalis* она отсутствует, однако у всех побегов исследованных нами модельных деревьев этого вида имеется хорошо развитая гиподерма (рис. 1).

Под гиподермой отдельными участками расположена ткань, состоящая из тонкостенных крупных клеток разнообразной формы. Величина клеток несколько различна у разных видов, в длину они достигают 800 мкм. Локальное расположение ее обусловливает формирование выпуклостей

на побегах, названных листовыми подушками, так как каждое такое образование несет на себе игловидный лист. У *P. orientalis* эта ткань развита незначительно. Отмирают листовые подушки уже в первой половине вегетационного периода, но сохраняются в мертвом состоянии довольно долго — до 5 лет.

Все названные выше ткани — эпидерма, гиподерма и воздухоносная ткань — отделяются от первичной коры перидермой. Для перидермы однолетних побегов елей характерно наличие только губчатой пробки; исключение составляет *P. fennica*, у которой перидерма однолетнего побега содержит и каменистую пробку. У всех остальных елей клетки каменистой феллемы начинают откладываться со второго года; формирование ее происходит в виде линз. Наиболее сильное развитие линз каменистой пробки приурочено к углублениям между листовыми подушками. Число слоев пробки колеблется от 2 до 6, общая толщина перидермы однолетних побегов составляет 100—150 и только у *P. glehni* она не превышает 60 мкм. Клетки губчатой феллемы тонкостенные, поэтому подвергаются значительной деформации и на поперечных срезах имеют неправильную форму. На продольных срезах они представляют собой правильные прямоугольники. На втором году жизни побега общая толщина слоя перидермы увеличивается незначительно, так как происходит значительное уплощение клеток феллемы, образовавшейся на первом году жизни, однако у *P. ajanensis* мощность перидермы достигает 500—600 мкм. У всех елей, за исключением *P. glehni*, в ряду клеток феллемы, прилегающем к феллогену, содержатся мелкие призматические и кубические кристаллы оксалата кальция. Некоторые клетки феллодермы всех без исключения видов ели содержат кристаллы кубической и призматической формы с длиной грани 20—40 мкм. *P. fennica* характеризуется наибольшим количеством клеток феллодермы с кристаллами.

После формирования перидермы все лежащие от нее кнаружи ткани отмирают и слущиваются, поэтому в верхней трети ствола она становится наружной покровной тканью. Толщина ее в этой части ствола колеблется в значительных пределах: от 100 до 300 мкм. Структура феллемы гетерогенная, что характерно не только для исследованных нами видов (Moeller, 1882; Holdheide, 1951; Chang, 1954; Srivastava, 1963; Kaussmann, 1963; Раскатов, 1971, 1972). Стенки клеток губчатой феллемы разрываются, и происходит слущивание чешуек пробки. У *P. orientalis* пробка в этой части ствола представлена, наоборот, клетками губчатой феллемы. У растений в возрасте 80—100 лет примерно в середине ствола, а у более старших — уже в середине верхней трети ствола происходит повторное заложение перидерм, обусловливающих формирование ритидома.

Прежде всего следует отметить различную мощность повторно заложенных перидерм у разных видов: очень мощную перидерму шириной до 1.5 мм развивает *P. koraiensis*; 0.5—0.8 мм — ширина перидермы у *P. ajanensis*. У остальных видов ели мощность ее колеблется в пределах 0.1—0.3 мм. Пробка перидерм гетерогенная, причем наиболее развитой каменистой пробкой характеризуются перидермы у *P. schrenkiana*. Отличительной особенностью перидермы *P. fennica* является чрезвычайно высокая насыщенность клеток губчатой феллемы кристаллами оксалата кальция. Почти каждая клетка имеет 5—8 кристаллов кубических, призматических или в форме ромбоэдров. У *P. glehni* в клетках феллемы мы не заметили кристаллов, очень редки они у *P. orientalis*, у всех остальных видов имеются мелкие призматические или кубические кристаллы в слое клеток феллемы, прилегающем к феллогену. Для *P. ajanensis* характерна четкая слоистость феллемы, причем каждый слой состоит из чередующихся рядов клеток феллемы различного типа.

Наиболее развитой тканью побегов является первичная кора: примерно $^3/_4$ радиуса всей коры приходится на ее долю. Сложена эта ткань паренхимными клетками различной формы на поперечном срезе и, как правило, прямоугольными на продольных срезах. Размеры клеток неодинаковы, сложение плотное, сеть межклетников развита слабо. С воз-

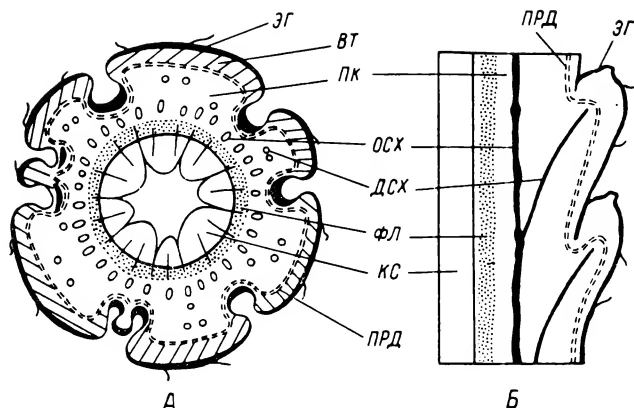


Рис. 2. Схема расположения смоляных ходов в побегах *Picea ajanensis* Fisch.

А — поперечный срез, *Б* — радиальный срез. *эг* — эпидерма и гиподерма, *вт* — воздухоносная ткань, *пк* — первичная кора, *осх* — основной смоляной ход, *дсх* — дополнительный смоляной ход, *фл* — флоэма, *кс* — ксилема, *прд* — перидерма.

растом, по мере утолщения побега, клетки первичной коры вытягиваются в тангентальном направлении и уплощаются в радиальном; в результате этого толщина пояса первичной коры уменьшается. Уже в однолетнем возрасте отдельные клетки этой ткани подвержены склерозису; образующиеся склереиды располагаются одиночно или группами. Из исследованных видов ели мы не обнаружили склереид в первичной коре *P. koraiensis* и *P. glehni*, очень мало склереид в этой ткани у *P. fennica*. Наоборот, *P. schrenkiana* характеризуется высоким содержанием склереидных групп в первичной коре: на поперечном срезе однолетнего побега насчитывается 15—20 таких групп. В отдельных клетках паренхимы уже в однолетнем возрасте образуются кристаллы оксалата кальция. С возрастом количество их, особенно в периферической части коры, увеличивается, причем у *P. glehni* и *P. ajanensis* значительно.

У всех видов ели в первичной коре довольно хорошо развита смолоносная система, представленная основными и дополнительными ходами. Основные ходы в количестве 25—35 расположены кольцом на некотором расстоянии от флоэмы (рис. 2, *А*). Число основных ходов различно даже в одном побеге: меньше их в верхней части побега и до 40 у его основания. Следовательно, этот признак у елей не может иметь диагностического значения. Объясняется это тем, что в отличие от сосен на побегах елей по всей их длине размещаются боковые почки, а несколько боковых, образующих мутовку, расположены на расстоянии 0.5—1 см от верхушечной почки. Так как все элементы будущего побега сформированы уже в почке, то число смоляных ходов в самой верхней части побега обычно равно числу их в верхушечной почке. Вниз по побегу количество ходов увеличивается, так как смоляные ходы боковых почек входят в кору основного побега и часть их сливается с ходами основного побега (рис. 2, *Б*), а часть остаются обособленными в виде самостоятельных ходов. Основные ходы проходят по всему побегу почти прямолинейно, между собой сливаются довольно редко, но диаметр их на протяжении хода неодинаков, они имеют местные расширения.

Дополнительные смоляные ходы расположены за кольцом основных обычно попарно; начало они берут в хвое, проходят через листовые подушки и первичную кору, постепенно подходят к основным и сливаются с ними (рис. 2, *Б*). Очень быстро связь смоляных ходов побега и хвои прерывается (Адамович, 1960). Клетки эпителия в основании хвои разрастаются, заполняют всю полость хода и закупоривают ее.

Размеры дополнительных ходов (в поперечном сечении), как правило, в 2—3 раза меньше основных, форма поперечного сечения у них округлая, число дополнительных ходов на поперечном срезе побега достигает 33 и только у *P. ajanensis* их вдвое меньше, чем основных, — 15—18.

Основные смоляные ходы в поперечном сечении обычно эллипсовидные (рис. 2, *А*), только у *P. glehni* и *P. orientalis* в однолетних побегах они округлые, ориентированы большой осью в тангентальном направлении, причем такая ориентировка характерна для средней и нижней частей однолетних побегов, а в их верхней части они имеют радиальную ориентировку. Только у *P. ajanensis* радиальная ориентировка основных смоляных ходов на поперечном сечении сохраняется на протяжении всего однолетнего побега. Диаметр просвета хода в этом направлении равен 400—500 мкм. У других видов ели наибольший размер просвета ходов (тангентальный) равен 150—600 мкм.

Внутреннее строение смоляных ходов обоих типов у всех елей довольно сходно. Количество клеток эпителия (на поперечном сечении) обусловлено величиной диаметра просвета хода; эти клетки несколько вытянуты по длине хода и имеют овальную или более или менее прямоугольную форму в поперечном сечении. На втором году жизни побега вследствие увеличения окружности хода в поперечном сечении несколько вытягиваются и эпителиальные клетки; только у *P. glehni* поперечное сечение этих клеток почти не изменяется и они остаются почти квадратными. Снаружи ход окружают обычно один полный слой клеток сопровождающей паренхимы и второй ее слой, как правило, прерывистый. Продолжительность жизнедеятельности смоляных ходов определяется длительностью функционирования первичной коры. По мере утолщения побега первичная кора деформируется, клетки ее и смоляные ходы в поперечном сечении значительно вытягиваются по окружности побега, в продольном направлении ходы теряют свою прямолинейность и становятся извилистыми, на отдельных участках они прерываются. Образуются извилистые лентовидные смоловместилища. Продолжительность жизнедеятельности смоляных ходов наибольшая у *P. ajanensis* и *P. orientalis*, у которых первичная кора сохраняется даже на середине 60—80-летних стволов.

Ситовидные элементы вторичной флоэмы в побегах коротки, имеют небольшое поперечное сечение. Это обстоятельство, видимо, и является причиной того, что в радиальном ряду проводящей флоэмы в однолетнем побеге число клеток несколько больше, чем в стволе. Вторичная флоэма однолетних побегов имеет большое количество флоэмных лучей, и число их на единицу площади тангентального среза обычно в 2—3 раза больше, чем в стволе. Например, у *P. obovata* и *P. ajanensis* на 1 мм^2 тангентального среза флоэмы в однолетнем побеге насчитывается 100—110 лучей, а в стволе — только 35—40. У других видов ели количество лучей в однолетних побегах колеблется в пределах 60—80 на 1 мм^2.

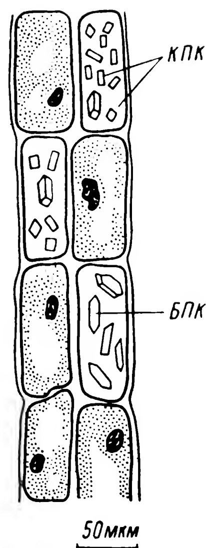
Аксиальная паренхима в однолетних побегах располагается более или менее диффузно по площади годичного слоя, и только со второго года жизни побега отмечается ее отложение в виде тангентальных полос. За исключением *P. koraiensis* вторичная флоэма видов ели уже в однолетнем возрасте содержит кристаллоносную паренхиму в значительном количестве, причем кристаллы у *P. glehni* откладываются уже в инициалях паренхимных клеток (веретеновидные клетки), у других же видов ели — после дифференциации паренхимных клеток.

Элементы флоэмы более тонкостенные, чем элементы ксилемы, и менее прочны; во вторичной флоэме значительно раньше, чем в древесине, наступают возрастные изменения. Едва ли не первым изменением является дифференциация флоэмы на две зоны: проводящую и непроводящую.

В проводящей флоэме все слагающие ее элементы живые, функционирующие и не подвержены деформации. Ситовидные клетки в поперечном сечении обычно прямоугольные, плотно прилегают друг к другу. Длина клеток варьирует в пределах 1500—4000 мкм, средняя длина равна 2075 ± 52 мкм у *P. fennica* и 3273 ± 71 мкм у *P. koraiensis*. На косых и радиальных стенках каждой ситовидной клетки расположены 90—150 ситовидных полей. Округлые по форме, они имеют 9—20 мкм в диаметре, большая часть ситовидных полей сосредоточена на косых стенках: 66% у *P. ajanensis* и 79% у *P. obovata* (от общего количества ситовидных полей).

Рис. 3. Кристаллоносная паренхима вторичной флоэмы *Picea fennica* Regel.

кпк — кубические и призматические кристаллы, *бпк* — бипирамидальные кристаллы.



У остальных видов ели количество их на косых стенках составляет 73—78%. Длина косой стенки у ситовидных клеток равна 400—800 мкм, поэтому ситовидные поля на них расположены очень близко друг к другу. Расстояние между ситовидными полями на радиальных стенках значительное и равно 20—100 мкм.

Флоэмные лучи елей многослойные, однорядные, гетерогенные. Незначительная часть их содержит горизонтальные смоляные ходы (примерно каждый 60-й луч). Структура последних аналогична структуре вертикальных смоляных ходов, только роль сопровождающей паренхимы выполняют здесь клетки флоэмного луча. Высота лучей достигает 200 мкм и более и определяется количеством слоев. У елей преобладают 6—10-слойные лучи, и только у *P. glehni* и *P. ajanensis* более половины лучей имеют от 1 до 5 слоев. Альбуминовые (краевые) клетки функционируют, как правило, один год.

Тяжи клеток аксиальной паренхимы расположены прерывистыми тангентальными полосами, откладываемыми обычно в середине годичного слоя флоэмы. Только у *P. fennica* тангентальная прослойка выражена не совсем четко. Отличительной чертой *P. koraiensis* является наличие двух тангентальных полос клеток вертикальной паренхимы в одном годичном слое флоэмы. У других елей, помимо тангентально расположенной прослойки паренхимных клеток, могут быть и отдельные группы клеток (по 2—3), находящиеся в поздней части годичного слоя. Число таких групп невелико; на поперечном срезе паренхимные клетки хорошо отличимы от ситовидных благодаря наличию цитоплазмы. С ухудшением условий местопроизрастания количество паренхимы может уменьшаться (Holdheide, 1951).

В проводящей флоэме, в отдельных клетках тяжей паренхимы откладывается оксалат кальция. По величине кристаллов различий между отдельными видами ели нет — длина грани не превышает 50 мкм. Для представителей рода *Picea* типичны кубические и призматические кристаллы, а также кристаллы в форме ромбоэдров. Только у *P. fennica* среди кристаллов указанных форм нами обнаружены кристаллы, характерные для двухвойных сосен — бипирамидальные призмы (рис. 3). Такая форма кристаллов ранее для коры рода *Picea* нами не отмечалась.

Ширина проводящей флоэмы различна: 150—220 мкм составляет она у *P. excelsa*, *P. fennica*, *P. obovata* и *P. orientalis*, в радиальном ряду у которых насчитывается от 6 до 10 ситовидных клеток. Следует заметить, что в нижней части ствола ширина проводящей зоны у *P. fennica* более чем в два раза уже. У *P. koraiensis*, *P. ajanensis* и *P. glehni* в радиальном ряду насчитывается 15—18 клеток, а ширина проводящей флоэмы составляет 350—400 мкм.

Известно, что у представителей сем. *Pinaceae* ситовидные клетки функционируют один год и в своем развитии проходят несколько стадий (Evert, Alfieri, 1965; Эсау, 1969, и др.). Однако у *P. schrenkiana* они деятельны, по-видимому, два вегетационных периода. В нижней части ствола проводящая флоэма состоит из двух слоев, между которыми 2—3 тангентальных ряда ситовидных клеток облитерированы. В середине каждого слоя имеется тангентальная прослойка клеток аксиальной паренхимы. Каждый слой включает 12—15 ситовидных клеток (в радиальном ряду). О том, что ситовидные клетки второго от камбия слоя функционируют, свидетельствуют альбуминовые клетки, имеющиеся в лучах на всем участке, проходящем

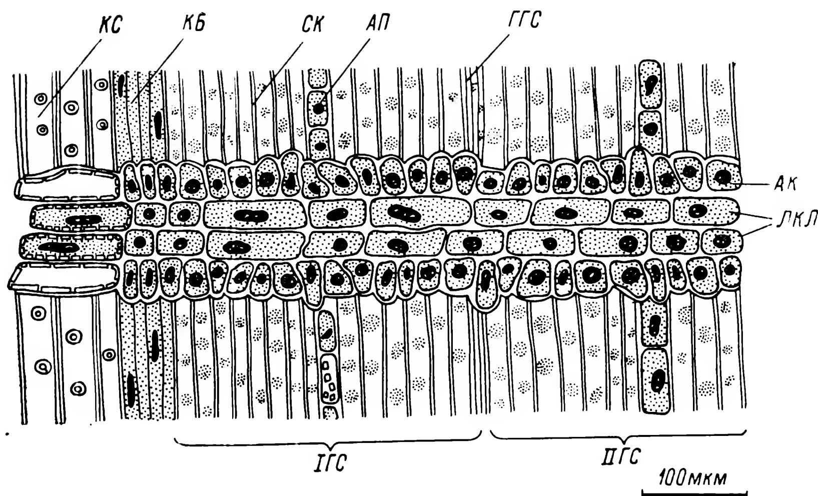


Рис. 4. Радиальный срез проводящей флоэмы *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.

кс — ксилема, *кб* — камбий, *ск* — ситовидные клетки, *ап* — аксиальная паренхима, *ггс* — граница годичного слоя, *ак* — клетки Страсбургера (альбуминовые клетки), *лкл* — лежачие клетки луча, *Iгс* — первый годичный слой, *II гс* — второй годичный слой.

через оба слоя проводящей флоэмы (рис. 4). Отмирают альбуминовые клетки после выхода луча из второго слоя проводящей флоэмы; здесь же начинается и облитерация ситовидных элементов. Общая ширина проводящей флоэмы у *P. schrenkiana* составляет более 400 мкм.

Переход от проводящей к непроводящей флоэме характеризуется прежде всего облитерацией ситовидных элементов; они сминаются, радиальные стенки их становятся извилистыми, просвет клеток уменьшается. Наибольшей деформации подвергаются ситовидные клетки на границе двух годичных слоев. Вследствие такой неравномерной облитерации у большинства видов ели заметна довольно четкая годичная слоистость (Huber, 1939; Holdheide, 1951; Chang, 1954; Zieger, 1960; Srivastava, 1963; Лотова, 1970; Liese, Paramesvaran, 1971).

Из исследованных видов только *P. fennica* и *P. glehni* не имеют четко выраженной слоистости, но даже у видов, имеющих ее при нормальном развитии коры, она исчезает при отложении широких слоев флоэмы (Liese, Paramesvaran, 1971).

В связи с отмиранием альбуминовых клеток в непроводящей флоэме лучи становятся гомогенными, на поперечных срезах они приобретают характер извилистых, так как ширина годичного слоя уменьшается.

Горизонтальные смоляные ходы в лучах по направлению к периферии несколько увеличиваются в диаметре, иногда образуя шаровидные расширения. Около лучей в непроводящей флоэме в результате деления и разрастания клеток аксиальной паренхимы образуется значительное количество паренхимной ткани, называемой дилатационной, поэтому на тангентальном срезе луч имеет как бы обкладку из крупных паренхимных клеток. Наилучшим развитием дилатационной паренхимы характеризуются *P. schrenkiana*, *P. glehni*, *P. orientalis*.

Клетки вертикальной паренхимы по мере удаления от проводящей флоэмы разрастаются, их поперечное сечение увеличивается в 3—4 раза. Одним из наиболее заметных превращений клеток аксиальной паренхимы является их склерификация (Rao, Sharma, 1966). Склерозису подвержены обычно несколько клеток сразу. Предварительно клетки делятся антии периклинально, разрастаются, стенки их утолщаются весьма значительно. Структура стенок слоистая, в них хорошо заметны поровые каналы. Каждая отдельная склереида на поперечном срезе ориентирована обычно радиально, но склереидные группы, которые они образуют, имеют эллипсовидную форму и ориентированы в тангентальном направлении. Длина склереидных групп по вертикали ствола достигает нескольких

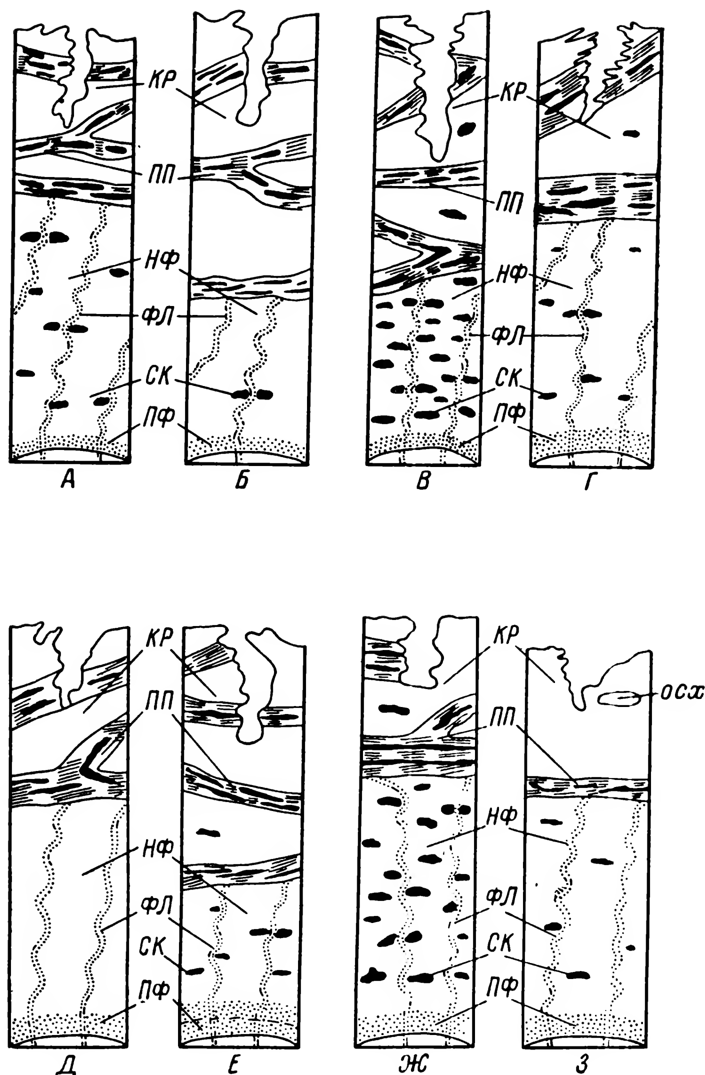


Рис. 5. Схема расположения тканей коры на поперечном срезе на высоте ствола 1.3 м, ×10.

А — *Picea excelsa* Link, *Б* — *P. fennica* Regel, *В* — *P. obovata* Ledeb., *Г* — *P. koraiensis* Nakai, *Д* — *P. glehni* Mast., *Е* — *P. schrenkiana* Fisch. et Mey., *Ж* — *P. ajanensis* Fisch., *З* — *P. orientalis* (L.) Link; *кр* — корка, *пп* — повторно заложенные перидермы, *нф* — непроводящая флоэма, *фл* — флоэмные лучи, *ск* — склереиды, *пф* — проводящая флоэма, *осх* — основной смоляной ход.

миллиметров. Склереиды образуются уже в верхней части ствола, но наибольшего развития достигают в нижней части. Наиболее сильно подвержена склерозису флоэма у *P. obovata* и *P. ajanensis* (рис. 5, *В*, *Ж*), где склереиды занимают 20% и более поперечного сечения флоэмы; умеренно склерифицирована флоэма *P. excelsa*, *P. koraiensis* и *P. orientalis* (4—10%) (рис. 5, *А*, *Г*, *З*), мало склереид во флоэме *P. schrenkiana* (рис. 5, *Е*). Чрезвычайно редко встречаются склереиды у *P. fennica* (рис. 5, *Б*) — одна группа склереид на несколько метров длины ствола, что дает основание считать нетипичным для этого вида склерификацию флоэмы. Совершенно не отмечены нами склереиды во вторичной флоэме *P. glehni* (рис. 5, *Д*). Следует заметить, что склереиды занимают значительные площади, но флоэмные лучи, проходя через них, не подвергаются склерозису, остаются живыми и продолжают функционировать. С ухудшением физиологического состояния дерева склерификация флоэмы усиливается (Раскатов, 1972).

Ритидом, который образуется на стволах елей, не отличается разнообразием внутреннего строения. Некоторое различие наблюдается в его плотности. Для *P. fennica* характерен рыхлый ритидом, хорошо сохранивший волокнистую структуру. Макроскопическое строение его может иметь диагностическое значение (Еремин, 1974б).

Сопоставление анатомического строения коры 8 исследованных видов елей позволяет сделать заключение, что, несмотря на значительное сходство во внутреннем строении, кора представителей рода *Picea* обладает и различиями, позволяющими достаточно достоверно диагносцировать представителей этого рода; это послужило нам основанием для составления ключа. Часть этих признаков нашла свое отражение на схематических рисунках коры нижней части ствола (рис. 5).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PICEA* ПО АНАТОМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ КОРЫ

1. В первичной коре и вторичной флоэме склереиды отсутствуют, в феллеме кристаллов нет . . . . *P. glehni*

— В первичной коре и вторичной флоэме имеются склереиды, в феллеме есть кристаллы 2

2. На протяжении всего однолетнего побега основные смоляные ходы имеют наибольший диаметр в радиальном направлении. Повторные перидермы достигают 0.5—0.8 мм толщины и имеют слоистое строение. . . . . *P. ajanensis*

— Основные смоляные ходы округлые или наибольший диаметр их ориентирован в тангентальном направлении и только в самой верхней части в радиальном. Повторные перидермы до 0.5 мм шириной и не имеют слоистости (каменистая пробка в виде линз) 3

3. Во флоэме однолетних побегов на 1 мм^2 тангентального среза более 100 флоэмных лучей, в середине ствола не менее 40 . . . . . *P. obovata*

— Во флоэме однолетних побегов число лучей не более 80 на 1 мм^2, в стволовой части не более 30 4

4. В нижней части ствола ситовидные клетки функционируют 2 года . . . . *P. schrenkiana*

— В нижней части ствола ситовидные клетки функционируют 1 год 5

5. Годичная слоистость вторичной флоэмы выражена нечетко; склереиды чрезвычайно редки; в феллеме повторных перидерм очень много кристаллов во всех клетках, в паренхиме есть кристаллы в форме бипирамидальных призм . . . . *P. fennica*

— Слоистость флоэмы четкая; склереиды обычны; кристаллы содержатся только в клетках феллемы одного-двух рядов, прилегающих к феллогену, кристаллы во флоэме только кубической и призматической формы 6

6. В годичном слое флоэмы две прослойки паренхимы, трихомы отсутствуют, склереиды в первичной коре отсутствуют, проводящая флоэма 0.4 мм шириной, повторные перидермы до 1.5 мм шириной . . . . *P. koraiensis*

— В годичном слое флоэмы одна прослойка паренхимы, на эпидерме развиты трихомы, в первичной коре есть склереиды, повторные перидермы и проводящая флоэма до 0.25 мм ширины 7

7. Смоляные ходы побегов в поперечном сечении радиально или тангентально ориентированы (в однолетних побегах). Воздухоносная ткань в листовых подушках 200—300 мкм шириной, общая ширина листовых подушек 300—350 мкм . . . . *P. excelsa*

— Смоляные ходы на поперечном срезе однолетних побегов округлые, ширина воздухоносной ткани не более 100 мкм, листовые подушки вдвое уже . . . . *P. orientalis*

В заключение приношу искреннюю признательность профессору П. Б. Раскатову за постоянную помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Адамович Э. И. (1960). Смолоносная система ели сибирской. Лесн. ж., 5. — Будкевич Е. В. (1961). Древесина сосновых. Анатомическое строение и ключи для определения родов и видов. — Еремин В. М. (1972). Анатомическое строение коры ели сибирской и ели корейской. Межвуз. научн. тр.: Лесная геоботаника и биология древесных растений, 1. — Еремин В. М. (1973). Смолоносная система в первичной коре дальневосточных видов елей. В кн.: Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. — Еремин В. М. (1974а). Ключи для определения некоторых дальневосточных хвойных по анатомической структуре коры. Сб. тр. ДальНИИЛХ, 12. — Еремин В. М. (1974б). Макроскопическое строение коры елей, произрастающих на Дальнем Востоке. Сб. тр. ДальНИИЛХ, 12. — Еремин В. М., П. Б. Раскатов. (1971). Различия в микроструктуре коры елей, произрастающих на Сахалине. Лесн. ж., 1. — Еремин В. М., П. Б. Раскатов. (1974). Анатомическое строение коры пихт Советского Союза. Бот. ж., 59, 5. — Лотова Л. И. (1970). Сходство и различия в анатомической структуре коры лиственницы, ели, лжетсуги. Вестн. МГУ, Биол., почвовед., 6. — Раскатов П. Б. (1971). Структура коры ели восточной и поражаемость ее короедом Dendroctonus micans Kug. Науч. зап. Воронеж. отд. ВБО. — Раскатов П. Б. (1972). Структура коры ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link). Тр. Тбилисск. инст. леса, XIX—XX. — Соколов С. Я., О. Я. Связева. (1965). География древесных растений СССР. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Chang Ying-pe. (1954). Bark structure of North American Conifers. U. S. Depart. agricult. Techn. Bull., 1095. — Evert R. F., F. J. Alfieri. (1965). Ontogeny and structure coniferous sieve cells. Amer. J. Bot. 52 : 1058—1066. — Holdheide W. (1951). Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, 2. — Huber B. (1939). Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Jahrb. Wiss. Bot., 88, 2. — Kaussmann B. (1963). Pflanzenanatomie. — Liese W., N. Parameswaran. (1971). Über die Rindenanatomie starkborkiger Fichten. Forstwiss. Cblt. 90, 6. — Moeller J. (1882). Anatomie der Baumrinden. — Rao A., M. Sharma. (1966). Sclereids in *Picea morinda* Dietrich. Phytomorphology, 16, 4. — Srivastava L. M. (1963). Secondary phloem in the *Pinaceae*. Calif. Univ. Publs., 36, 1. — Zieger H. (1960). Technologie der Holzentrindung.

Воронежский лесотехнический институт.

Получено 24 VI 1975.

УДК 58.08 : 581.8 : 576.314

Т. К. Кашина

О ПРИЧИНАХ ВОЛНИСТОСТИ АНТИКЛИНАЛЬНЫХ СТЕНОК ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ

T. K. KASHINA. ON THE REASONS OF THE WAVINESS OF ANTICLINAL WALLS OF EPIDERMAL PLANT CELLS

Работа посвящена экспериментальной проверке с помощью острого гамма-облучения гипотез Линсбауэра (1930) и Эвери (1933), связывающих появление волнистости антиклинальных стенок эпидермальных клеток с внутренней дифференцировкой пластинки листа.

Облучали растения периллы масличной и изучали строение эпидермы листьев, у которых дифференцировка мезофилла на столбчатую и губчатую ткани была нарушена или не произошла вовсе.

Установили, что нивелировки продолжительности деления клеток мезофилла и эпидермы оказалось достаточно, чтобы предотвратить появление волнистости.

У листьев и лепестков многих растений эпидермальные клетки имеют волнистые антиклинальные стенки (Эсау, 1969). Выяснению причин такой волнистости посвящено большое количество исследований и высказано несколько гипотез относительно ее происхождения. Из обзора Уотсона (Watson, 1942) видно, что волнистость эпидермальных стенок связывают с влажностью, освещенностью, секрецией субэпидермальных клеток, ростом в ограниченном пространстве, строением мезофилла, затвердеванием дифференцирующейся кутикулы. Одна из гипотез предполагает, что ведущую роль в возникновении волнистости играет корреляция роста

между мезофиллом и эпидермой (Linsbauer, 1930), в частности, разная интенсивность деления и растяжения клеток этих тканей (Avery, 1933). Эту последнюю гипотезу можно проверить экспериментально с помощью облучения.

Известно, что деление клеток — процесс радиочувствительный (Бреславец, 1946, Трудова, Шехтман, 1958; Хвостова, Валева, 1959; Мамедов, 1960, и др.). Известно также, что деления в эпидерме прекращаются значительно раньше, чем в мезофилле (Avery, 1933; Mounts, 1932 и Weidt, 1935 цит. по: Foster, 1936; Ashby, Wangermann, 1950). Таким образом, если подавить облучением митозы во всех тканях листовой пластинки до того как они закончатся в эпидерме, то есть выравнять их продолжительность, то появится возможность доказать или опровергнуть точку зрения Линсбауэра и Эвери.

Подавление делений в мезофилле зачатков листьев и листьев, только что перешедших в стадию развертывания, было отмечено после острого гамма-облучения вегетирующих растений периллы (Кашина, Савин, 1970; Савин, Кашина, 1974). При этом полное подавление делений приводило к фиксации исходного числа слоев мезофилла и отсутствию дифференциации его на столбчатую и губчатую ткани, а временное подавление — к задержке дифференциации мезофилла и ее нарушениям.

Настоящая работа является прямым продолжением вышеприведенных. Задача ее свелась к изучению с поверхности строения эпидермы облученных листьев *Perilla ocymoides* L. (сем. *Labiatae*), у которых дифференцировка мезофилла была нарушена или не произошла вовсе.

Повторим описание методики опыта. Растения периллы в возрасте 2 месяцев высотой около 15 см облучали однократно в гамма-установке Агрофизического научно-исследовательского института типа ГУБЭ-1500 при мощности 360 р/мин в дозах 3, 6 и 9 кр. Листья, мезофилл которых не был дифференцирован к моменту облучения (8-й ярус и выше), фиксировали в 70° спирте перед опытом и через 30 дней после его начала. Верхнюю и нижнюю эпидерму снимали бритвой с нижней трети листа и заключали в глицерин-желатину. С препаратов делали рисунки с помощью рисовального аппарата РА-4.

Оказалось, что в начале опыта эпидерма листа 8-го яруса (около 10 мм длиной и 3 мм шириной) находилась на стадии протодермы (см. рисунок, *1*). Это означает, что к моменту облучения деления в ней еще не прекратились, что являлось необходимой предпосылкой данной работы.

В контроле по мере роста листа параллельно с дифференциацией мезофилла на столбчатую и губчатую ткани эпидермальные клетки увеличивались, а их антиклинальные стенки приобретали волнистые очертания (см. рисунок, *2*).

После облучения дозой 9 кр, когда из-за полного подавления митозов в мезофилле дифференцировки его на столбчатую и губчатую ткани не происходило, эпидермальные клетки увеличивались по сравнению с исходными, но по форме почти не отличались от них (см. рисунок, *3*). Исключение составляли клетки устьиц. Формирование устьиц после облучения дозой, исключающей дифференцировку мезофилла, свидетельствует о том, что этот процесс более радиоустойчив.

После облучения дозами 3 и 6 кр наблюдалось возобновление митозов в мезофилле после их временной остановки; при этом дифференцировка мезофилла была задержана и нарушена, но все же происходила. В этих условиях антиклинальные стенки эпидермальных клеток становились волнистыми.

Таким образом, только в том случае, когда не происходило дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую ткани, антиклинальные стенки клеток эпидермы не становились извилистыми. Это полностью подтверждает точку зрения Линсбауэра о том, что ведущую роль в возникновении волнистости играет корреляция роста между мезофиллом и эпидермой.

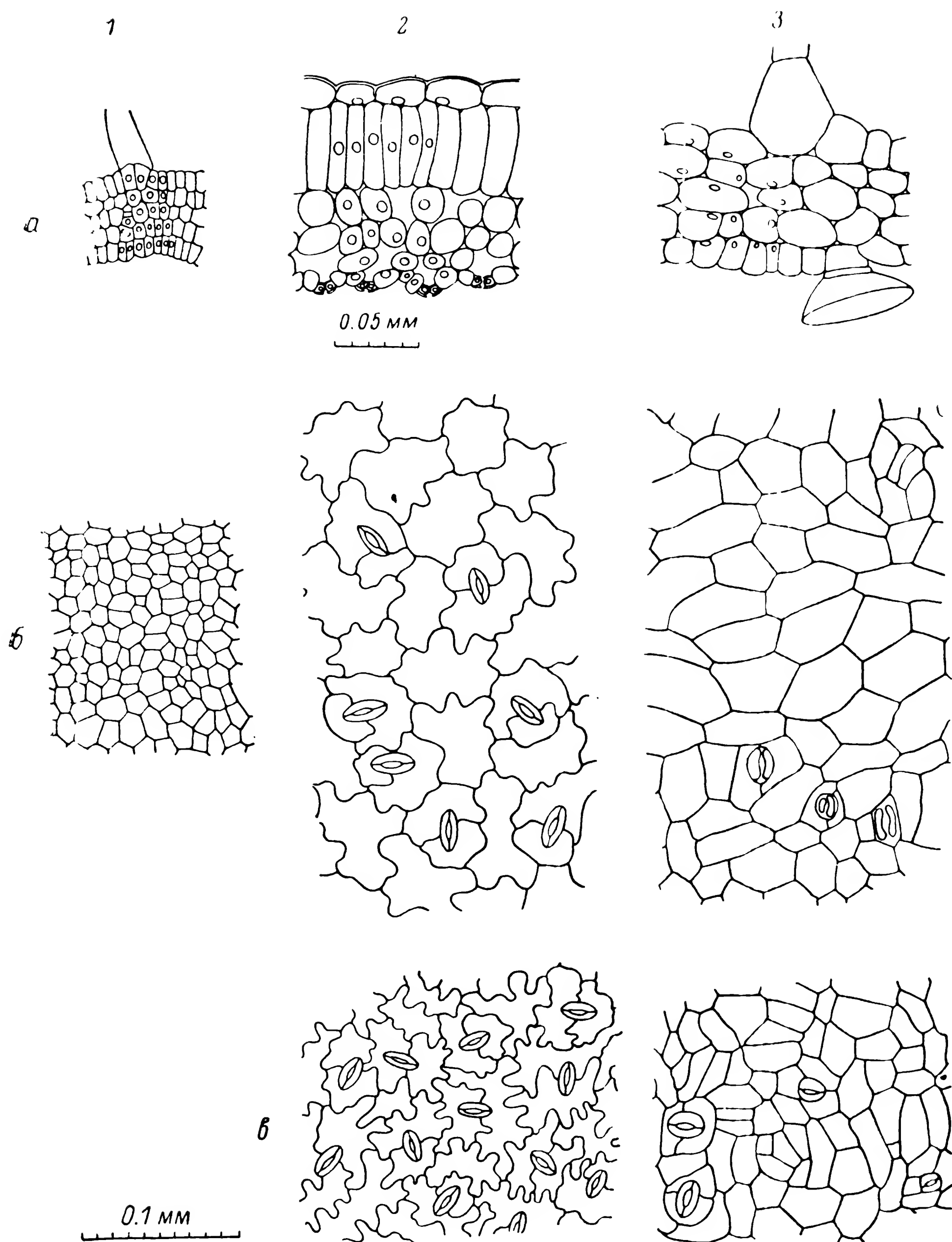


Рис. 1—3. Строение пластинки листа *Perilla ocymoides* L. в норме и после облучения (на поперечных срезах и при наблюдении с поверхности).

1 — контроль в начале опыта; 2 — контроль через месяц после начала опыта; 3 — через месяц после облучения в дозе 9 кр; *а* — поперечный срез, *б* — верхняя эпидерма, *в* — нижняя эпидерма.

Более того, использование облучения позволяет уточнить механизм возникновения волнистости. По Эвери, появление ее определяется разной интенсивностью деления и растяжения клеток мезофилла и эпидермы. Однако облучение дозой 9 кр, предотвращающей появление волнистости, не могло непосредственно повлиять на такой радиостойкий процесс, как растяжение клеток. По данным В. Б. Иванова (1967), только дозы порядка 50 кр и выше способны подавить растяжение клеток. Следовательно, одной нивелировки продолжительности деления клеток мезофилла и эпидермы оказалось достаточно, чтобы предотвратить появление волнистости.

Экспериментальная проверка гипотезы Линсбауэра—Эвери о причинах появления волнистости антиклинальных стенок клеток эпидермы еще раз подтверждает уже неоднократно высказанную мысль о том, что облучение может быть использовано как метод исследования (Степанов, 1937; Бутенко, 1954; Спэрроу, Ганкель, 1956; Савин, 1965; Haber, 1968 и др.).

Автор благодарит Е. А. Мирославова за консультацию по методике приготовления временных препаратов и М. Ф. Данилову, В. Н. Савина и М. Ш. Аршанскую за участие в обсуждении полученных результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Б р е с л а в е ц Л. П. (1946). Растение и лучи рентгена. — Б у т е н к о Р. Г, (1954). К вопросу о действии ионизирующих излучений на растительный организм. Физиол. раст., 1, 2. — И в а н о в В. Б. (1967). Рост клеток корней проростков кукурузы после облучения высокими дозами рентгеновских лучей. I. Подавление деления клеток, продолжительность и скорость роста корней после облучения. Цитология, 9, 8. — К а ш и н а Т. К., В. Н. С а в и н. (1970). Действие острого гамма-облучения на формирование внутренней структуры листа *Perilla ocymoides* L. Бот. ж., 55, 4. — М а м е д о в Т. Г. (1960). Влияние состояния клеток растений на их радиочувствительность при гамма-облучении. Цитология 2, 2. — С а в и н В. Н. (1965). Использование специфического действия ионизирующих излучений при фитофизиологических исследованиях. Сб. трудов по агроном. физике, 12. — С а в и н В. Н., Т. К. К а ш и н а. (1974). Действие однократного гамма-облучения целого растения на листья разных ярусов. Бот. ж., 59, 3. — С п э р р о у А. Г., Дж. Э. Г а н к е л ь. (1956). Влияние длительного облучения гамма-лучами Co^{60} на развитие растений. Доклады иностр. ученых на Междунар. конф. по мирн. использ. атомн. энергии. Женева, 1955. В кн.: Применение радиоактивных изотопов в промышленности, медицине и сельском хозяйстве, М. — С т е п а н о в П. И. (1937). Действие рентгеновских лучей на семена сои. Тр. Бот. сада МГУ, 1. — Т р у д о в а Р. Г., Я. Л. Ш е х т м а н. (1958). Изменение митотической активности в меристеме корней проростков пшеницы после облучения рентгеновскими лучами. Биофизика, 3, 4. — Х в о с т о в а В. В., С. А. В а л е в а. (1959). Радиочувствительность растений и ее причины. В кн.: Рост растений (Материалы совещания). Львов. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — A s h b y E., E. W a n g e r m a n n. (1950). Studies in the morphogenesis of leaves. A note on the origin of differences in cell size among leaves at different levels of insertion on the stem. New Phytologist, 49, 2. — A v e r y G. S. Ir. (1933). Structure and development of the tobacco leaf. Amer. J. Bot., 20, 9. — F o s t e r A. S. (1936). Leaf differentiation in Angiosperms. Bot. Rev., 2, 7. — H a b e r A. H. (1968). Ionizing radiations as research tools. Ann. rev. plant physiol., 19. — L i n s b a u e r K. (1930). Die Epidermis. In: K. L i n s b a u e r. Handbuch der Pflanzenanatomie, 4, 27. — W a t s o n R. W. (1942). The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. New Phytologist, 41, 4.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 28 VII 1975.

УДК 581.9 : 582.34 (571.1)

С. В. Гудошников

ФЛОРА ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ КУЗЕДЕЕВСКОГО ЛИПОВОГО ОСТРОВА В ПРЕДГОРЬЯХ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

S. V. G U D O S H N I K O V. THE FLORA OF LEAFY MOSSES OF KUZEDEEVSKY LINDEN TREE ISLAND AT THE MOUNTAIN FOOT OF KUZNETSK ALATAU

Дается характеристика флоры листостебельных мхов Кузедеевского «липового острова» в предгорьях Кузнецкого Алатау, являющегося известным рефугиумом третичной флоры. Приведен список, включающий 52 вида, с указанием занимаемых ими экотопов. Выделены 25 неморальных реликтовых видов, разделенных по характеру распространения на 4 группы: Паннеморальная — 20, Евразиатская — 3, Евросибир-

ская — 1, Азиатско-Североамериканская — 1. Особое внимание обращается на эпифиты липы, а также на два типичных для липняков напочвенных вида: *Eurhynchium angustirete* и *Thamnium neckeroides*. Подчеркивается роль бриологических исследований в изучении вопросов истории флоры и растительности.

Летом 1973 г. я предпринял поездку в Кузнецкий Алатау с целью изучения флоры листостебельных мхов этого района. Наибольший интерес для меня представлял так называемый липовый остров, впервые описанный П. Н. Крыловым (1891) и отнесенный им к формации широколиственных лесов, являющейся реликтом третичного времени. Основанием для выделения реликтовой формации Крылову послужило нахождение в липняках целого комплекса неморальных третичных реликтов среди травянистых растений, таких как *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Sanicula europaea* и др.

Флоре и растительности указанных липовых лесов посвящено немало работ (Л. Ревердатто, 1924, 1925; В. Ревердатто, 1931; Грубов, 1940; Колокольников, 1941; Куминова, 1949, 1950, 1951; Хлонов, 1958; Табачкова, 1964; Крапивкина, 1973). Число известных реликтов травянистых растений для черневой тайги Кузнецкого Алатау достигло в настоящее время 26. Наибольшая их концентрация — до 12 видов — наблюдается в липовых лесах.

Что касается бриофлоры Кузнецкого Алатау, и в частности липовых лесов, то о ней известно очень мало. Имеются лишь отрывочные сведения, которые не позволяют судить о характере флоры листостебельных мхов как всего Кузнецкого Алатау, так и его липовых лесов. В работе Крылова (1925) по сборам ряда коллекторов для бывшего Кузнецкого уезда приводится 49 в большинстве своем довольно обычных, широко распространенных видов мхов.

В гербарии им. П. Н. Крылова при Томском университете (Гербарий ТГУ) хранятся образцы мхов, собранные в разные годы на территории Кузнецкого Алатау томскими ботаниками. Сборы некоторых из них были обработаны А. Ф. Бачуриной, но не опубликованы.

Мною (Гудошников, 1970) обработана небольшая коллекция мхов, собранная в липовом острове Э. Д. Крапивкиной в 1965 г. Всего определено 17 видов, среди которых особое внимание привлекли два: *Thamnium neckeroides* и *Eurhynchium angustirete*, обнаружившие черты неморальных реликтов.

В 1970—1971 гг. в Кузнецком Алатау работал А. Н. Васильев. В своей заметке (Васильев, 1973) он приводит 13 видов и одну разновидность редких лиственных мхов, значительная часть которых не была известна из этого региона. Три вида собраны в липняках. Это уже упоминавшийся *E. angustirete*, а также *Dicranella rubra* и *Fissidens taxifolius*.

Из сказанного следует, что публикация материалов, характеризующих флору листостебельных мхов липового острова, представляет определенный интерес. Особенно важно выявить комплекс неморальных видов, являющийся структурным компонентом реликтовых широколиственных лесов, и установить его связь с другими компонентами формации — травяным ярусом и эдификатором древесного яруса, в данном случае с липой.

А. В. Куминова (1950) выделила на территории Кемеровской области 10 ботанико-географических районов. Липовый остров находится в пределах Кондомо-Мрасского горно-таежного района в бассейне правых притоков р. Кондомы — Малого и Большого Тёша — вблизи с. Кузедеева. Общая площадь его, по данным А. М. Калинина (1973), равна 11 тыс. га. Собственно насаждения липы составляют 42% лесопокрытой площади, остальную часть занимают насаждения с преобладанием пихты, березы и осины.

Ниже приводится список листостебельных мхов, собранных автором (за исключением *Dicranella rubra*) в липовом острове. В целях сокращения списка экотопы указываются с помощью условных обозначений: Э — эпифит, Л — на коре липы, О — на коре осины, К — на колоднике (древесина различной степени разложения), П — на почве.

Bryidae

Tetraphidaceae: *Tetraphis pellucida* Hedw. — К.

Fissidentaceae: *Fissidens taxifolius* Hedw. — П.

Ditrichaceae: *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. — П.

Dicranaceae: *Dicranella rubra* (Huds.) Moenkem. var. *tenellum* B. S. G. — П, *D. fuscescens* Turn. — Э Л, *D. scoparium* Hedw. — К., *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske — Э Л, К.

Bryaceae: *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. — К, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. — П.

Mniaceae: *Mnium stellare* Hedw. — Э Л, О, П, *M. marginatum* (With.) P. Beauv. — К, *M. cuspidatum* Hedw. — К, П, Э Л, О, *M. drummondii* Bruch et Schimp. — К, *M. rostratum* Schrad. — П, Э О, *M. punctatum* Hedw. — К, П, *M. pseudopunctatum* Bruch et Schimp. — К.

Leucodontaceae: *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. — Э Л.

Neckeraceae: *Homalia trichomanoides* (Hedw.) B. S. G. — Э Л, О, *Neckera pennata* Hedw. — Э Л, *Thamnium neckeroides* (Hook.) B. S. G. — П, Э Л.

Leskeaceae: *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske — Э Л, О.

Thuidiaceae: *Anomodon longifolius* (Schleich.) Bruch — Э Л.

Amblystegiaceae: *Campilium hispidulum* (Brid.) Mitt. — П. *Amblystegium serpens* (Hedw.) B. S. G. — К, Э Л, *A. juratzkanum* Schimp. — К, *A. varium* (Hedw.) Lindb. — К, Э Л, *Amblystegiella subtilis* (Hedw.) Loeske — Э Л, *A. confervoides* (Brid.) Loeske — К, Э О, *A. sprucei* (Bruch) Loeske — Э О. *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst. — К, Э Л, О, П.

Brachytheciaceae: *Brachythecium albicans* (Hedw.) B. S. G. — Э Л, О, *B. salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G. — К, П, *B. glareosum* (Spruce) B. S. G. — Э Л, К, *B. campestre* (Bruch) B. S. G. — К, П, *B. rutabulum* (Hedw.) B. S. G. — Э Л; П, *B. velutinum* (Hedw.) B. S. G. — П, К, *B. reflexum* (Starke) B. S. G. — К, Э Л, *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout — П, *Eurhynchium hians* (Hedw.) Lindb. — П, К, *E. angustirete* (Broth.) Kop. — П.

Plagiotheciaceae: *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B. S. G. — К, *P. laetum* B. S. G. — К, *P. succulentum* (Wils.) Lindb. — К, *P. silvaticum* (Brid.) B. S. G. — Э Л.

Entodontaceae: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. — К.

Sematophyllaceae: *Heterophyllium haldanianum* (Grev.) Kindb. — К, Э Л, П.

Hypnaceae: *Pylaisia polyantha* (Hedw.) B. S. G. — Э Л, О, К, *Homomallium incurvatum* (Brid.) Loeske — К, Э О.

Rhytidiaceae: *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. — К, П, Э Л.

Hylocomiaceae: *Hylocomium pyrenaicum* (Spruce) Lindb. — К.

Polytrichaceae: *Atrichum haussknechtii* Jur. et Milde — П, *A. tenellum* (Roehl.) B. S. G. — П.

Как отмечает Ю. П. Хлонов (1958), одной из особенностей Кузедеевских липняков является отсутствие в них лесной подстилки, так как почва под снегом не промерзает и процессы минерализации и гумификации растительных остатков продолжаются зимой. Куминова (1951), описывая липовые леса предгорий Кузнецкого Алатау, отмечает слабое развитие мохового покрова. Это справедливо только в отношении их обилия или проективного покрытия. Что же касается количества видов, то на почве их найдено не так уже мало — 22. Особенно часто встречаются *Fissidens taxifolius*, *Eurhynchium angustirete*, *E. hians*, *Thamnium neckeroides* и *Mnium rostratum* — в различных сочетаниях, в которые входят два-три названных вида.

Группа эпифитов насчитывает 25 видов. Большая часть их обнаружена на коре липы. При этом важно отметить не только встречаемость, но и обилие некоторых видов. Сплошные ковры из *Neckera pennata* и *Leucodon*

sciuroides покрывают стволы старых лип иногда до высоты 8—10 м. Чаще всего мхи поселяются на северной стороне ствола и особенно в тех случаях, когда он наклонен в южную сторону.

Наиболее многочисленной группой представлены мхи, произрастающие на колоднике, — 29 видов. Здесь выделяются по обилию и встречаемости такие виды, как *Amblystegium varium*, *Brachythecium salebrosum*, *Heterophyllium haldanianum*, *Mnium cuspidatum*. Некоторые мхи из этой группы встречаются во всех трех указанных экотопах: *Mnium cuspidatum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Heterophyllium haldanianum*. Последний особенно выделяется своими крупными ярко-зелеными блестящими дерновинками. Многие из этой группы отмечены как эпифиты.

Анализ моховой флоры липового острова показал, что и следовало ожидать, наличие в ней значительного количества неморальных реликтов, причем здесь встречаются не отдельные случайные реликтовые виды, а имеется своеобразный по составу и единый по происхождению комплекс.

Если обратиться к описаниям широколиственных лесов (Сочава, Семенова-Тян-Шанская, 1956), то нетрудно убедиться в большом сходстве по видовому составу между ними и липовым островом. Это относится как к травянистым растениям, так и к бриофитам — из 13 характерных для широколиственных лесов листостебельных мхов общими являются 9, а также роды *Atrichum* и *Anomodon*.

Характеризуя своеобразие кавказской бриофлоры, А. Л. Абрамова и И. И. Абрамов (1973) указывают на широкое распространение напочвенных, эпифитных и эпилитных мхов из родов *Anomodon*, *Neckera*, *Leskeella*. *Leucodon*, *Isothecium*, *Thamnium*. Виды названных родов заходят далеко на север (и на восток! — *С. Г.*), но встречаются там гораздо реже и обычно не растут совместно. Из приведенного списка в липняках Кузнецкого Алатау не обнаружены только виды *Isothecium*.

Много общего есть в составе эпифитных мхов, произрастающих на липе в лесах Татарии (Арискина, 1963) и Березинского заповедника (Рыковский, 1970), с одной стороны, и в лесах Кузедеевского липового острова — с другой.

Из приведенных сравнений неморальный облик бриофлоры Кузедеевских липняков вырисовывается довольно отчетливо. Привожу список неморальных реликтов, разделенных по характеру распространения на 4 группы. При составлении списка я в основном руководствовался работами А. С. Лазаренко (1944) и Л. В. Бардунова (1963, 1974).

Паннеморальная группа: *Amblystegiella confervoides*, *A. subtilis*, *Amblystegium juratzkanum*, *A. serpens*, *A. varium*, *Atrichum haussknechtii*, *Campilium hispidulum*, *Eurhynchium hians*, *Fissidens taxifolius*, *Heterophyllium haldanianum*, *Homalia trichomanoides*, *Homomallium incurvatum*, *Leskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Mnium cuspidatum*, *M. marginatum*, *M. rostratum*, *M. stellare*, *Neckera pennata*, *Pylaisia polyantha*.

Евразиатская группа: *Anomodon longifolius*, *Eurhynchium angustirete*, *Plagiothecium succulentum*.

Евросибирская группа: *Atrichum tenellum*.

Азиатско-Североамериканская: *Thamnium neckeroides*.

Как видно, наибольшую группу составляют паннеморальные виды. Остановлюсь лишь на некоторых из них.

Amblystegiella confervoides. Найден на колоднике в смеси с *Fissidens taxifolius*, *Eurhynchium hians*, *Brachythecium salebrosum*. Кроме того, обнаружен на коре осины и на обломке камня по берегу ручья. Приводится М. И. Годвинским (1966) для прибрежий Рахмановского озера.

Amblystegiella subtilis. Собран с коры липы вместе с *Drepanocladus uncinatus*. Относится также к числу редких видов. Указывается Крыловым (1924) для горы Синюхи в окр. Колывановского завода. В гербарии ТГУ образец отсутствует.

Amblystegium varium. Вид для липняков довольно обычный. Встречается на колоднике, у основания стволов и на коре липы в сочетании с одним-двумя из следующих видов: *Drepanocladus uncinatus*, *Brachythe-*

cium salebrosum, *Mnium cuspidatum*, *M. stellare*, *Heterophyllium haldanianum*. Известен с Алтая (Бардунов, 1974).

Eurhynchium hians. Напочвенный мох, хотя изредка растет на гниющей древесине. Особенно часто отмечен вместе с *Fissidens taxifolius*, реже с *Mnium rostratum*, *Thamnium neckeroides*, *Brachythecium salebrosum*.

Fissidens taxifolius. Едва ли не самый характерный вид, встречающийся на голой почве. Растет как чистыми дерновинками, так и в смеси с *Eurhynchium hians*, *Mnium rostratum*, *Thamnium neckeroides*, *Brachythecium velutinum*. Один раз собран с коробочкой; для Кузнецкого Алатау, в том числе для липняков, впервые указан А. Н. Васильевым (1973).

Mnium cuspidatum. Из 7 видов рода самый распространенный в липняках. Вид широкой экологической амплитуды, встречающийся во всех экотопах. Многие экземпляры по вегетативным органам (форма листа и зубчиков, размеры клеток и характер клеточной оболочки) можно было бы отнести к *M. trichomanes*, однако все они обоеполые.

Mnium rostratum. Отмечен исключительно в сочетании с другими реликтами: *Fissidens taxifolius*, *Thamnium neckeroides*, *Eurhynchium hians*, *Mnium stellare*, что подчеркивает его реликтовый характер.

Mnium stellare. В липняках проявляет себя как эпифит липы и осины, изредка встречается на почве. Также тяготеет к реликтам, встречаясь совместно с *Homalia trichomanoides*, *Amblystegium varium*, *Thamnium neckeroides*.

Из Евразиатской группы заслуживает внимания ***Eurhynchium angustirete.*** В липовом острове собирался неоднократно различными коллекторами. Образцы хранятся в гербарии ТГУ. Типичный напочвенный мох. Нередко растет с *Thamnium neckeroides*. Коробочки образует нечасто.

Другой вид этой группы ***Anomodon longifolius*** встречен только на коре липы, где растет чаще всего в смеси с *Homalia trichomanoides*, реже с *Amblystegiella sprucei*, *Brachythecium glareosum*, *Mnium cuspidatum*.

Особо следует остановиться на единственном представителе Азиатско-Североамериканской группы *Thamnium neckeroides*. В Кузнецком Алатау он был собран впервые Л. Б. Колокольниковым и определен А. Ф. Бачуриной, но остался неопубликованным. Образцы хранятся в гербарии ТГУ. В Кузедеевском липняке встречается довольно часто, главным образом на почве, иногда при основании стволов. Нередко растет вместе с *Eurhynchium angustirete*, а в одном образце найден с тремя реликтовыми видами: *Fissidens taxifolius*, *Mnium rostratum*, *Eurhynchium hians*. С коробочками до сих пор не обнаружен. Бардунов (1974) определяет этот вид как *Thamnium obtusatum* (Lindb. et Arn.) Par. и относит его к бореальному элементу. Ни с тем, ни с другим нельзя согласиться. Сравнение наших образцов с образцами *Thamnium neckeroides* из Британской Колумбии (Канада), имеющимися в гербарии ТГУ, показало их большое сходство. Интересно, что сам Бардунов (1961) совершенно справедливо сомневался в существовании *Thamnium obtusatum* как самостоятельного вида. Действительно, в высокогорьях Саян и Алтая встречаются экземпляры с признаками, не вполне соответствующими диагнозу *Th. neckeroides*, что можно объяснить произрастанием их в неблагоприятных условиях. Предположение о неморальной природе вида уже было высказано мною ранее (Гудошников, 1970). Накопившийся за это время материал не оставляет на этот счет никаких сомнений. Концентрация вида в липовом острове, нахождение его в других южносибирских рефугиумах, совместное произрастание с другими неморальными реликтовыми видами мхов и травянистых растений, — все это достаточно красноречивые доказательства в пользу высказанного положения.

В заключение следует остановиться на некоторых вопросах. Прежде всего отметим прочную связь липы с указанным выше комплексом неморальных реликтов, в особенности с эпифитами. Хотя в Кузнецком Алатау есть довольно многочисленные небольшие островки липы площадью от нескольких сот квадратных метров до 100 га, только в Кузедеевских липняках четко проявляется эта связь. И поэтому только их

возраст, по-видимому, можно считать третичным. Вопрос этот, впрочем, требует дополнительного рассмотрения с привлечением новых материалов.

Я уже отмечал, что *Eurhynchium angustirete* и *Thamnium neckeroides* являются наиболее обычными напочвенными мхами и часто встречаются вместе, нередко в непосредственной близости от травянистых неморальных реликтов: *Asarum europaeum*, *Polystichum braunii* и др. Самое любопытное заключается в том, что на склонах хребта Кулумыс в Западном Саяне, где находится рефугиум неморальной флоры (Назимова, 1967), отделенный от липового острова хребтами Кузнецкого Алатау и Хакасскими степями, оба названных вида также встречаются вместе и в непосредственном соседстве с *Polystichum braunii*, *Festuca sylvatica* и другими реликтами — убедительное доказательство общности двух убежищ, а также известного положения об устойчивости нижних ярусов леса (В. Васильев, 1946; Толмачев, 1954). Последнее хорошо иллюстрируется также следующими данными. Среди деревьев и кустарников липового острова реликты составляют 7% (только липа), среди трав — 29 и среди лиственных мхов — 39%. Видимо, такой же устойчивостью может обладать внеярусная растительность, в данном случае мхи-эпифиты, но при условии сохранения древесных пород, с которыми она связана. Как мы видели, среди эпифитов липы насчитывается 13 реликтов. Таким образом, около половины всех мхов липового острова (48%) являются реликтами.

Следуя терминологии Е. В. Вульфа (1941), Кузедеевский липовый остров можно назвать реликтовым центром. Это осколок древнего фитоценоза, сохранившего в своей структуре довольно значительные черты третичных широколиственных лесов. Об этом свидетельствует концентрация реликтовых видов, особенно мхов. Реликтовые мхи занимают, как правило, те экологические ниши, которые наиболее характерны для условий основного ареала, и имеют повышенную жизненность. Последняя выражается в образовании мощных экземпляров и обширных дерновин.

Различными исследователями неоднократно использовались бриологические материалы при изучении генезиса флоры и растительности того или иного района (Лазаренко, 1939, 1944; Абрамов, 1969а, б; Бардунов, 1963, 1974). Л. В. Бардунов замечает, что использование бриологических материалов делает выводы флориста и ботанико-географа более достоверными и полными. К этому следует добавить, что материалы, полученные бриологом, нередко могут внести значительные коррективы в построение ботанико-географа и флориста.

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность А. Л. Абрамовой за помощь, оказанную мне при определении некоторых видов мхов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов И. И. (1969а). Географические закономерности распространения мхов. Бот. ж., 54, 1. — Абрамов И. И. (1969б). Проблема эндемизма у листостебельных мхов. Комаровские чтения, 22. — Абрамова А. Л., И. И. Абрамов. (1973). Обзор бриофлоры Кавказа. Тез докл. V делег. съезда ВБО. — Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Арискина Н. П. (1963). Эпифитные мхи в лесах Татарии. Уч. зап. Казанск. унив., 123, 11. — Бардунов Л. В. (1961). Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. — Бардунов Л. В. (1963). Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья. Науч. чтения памяти М. Г. Попова, 5. — Бардунов Л. В. (1969). Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. — Бардунов Л. В. (1974). Листостебельные мхи Алтая и Саян. — Васильев А. Н. (1963). Редкие виды во флоре мхов Кузнецкого Алатау. Изв. Сиб. отд. АН СССР, биол., 5, 1. — Васильев В. Н. (1946). Закономерности процесса смен растительности. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 2. — Вульф Е. В. (1937). К вопросу о реликтовой флоре. Сов. бот., 2. — Вульф Е. В. (1941). Понятие о реликте в ботанической географии. Матер. по истории флоры и растит. СССР, I. — Годвинский М. И. (1966). Листостебельные мхи прибрежий Рахмановского озера. Бот. матер. Инст. бот. АН КазССР. 4. — Грубов В. И. (1940). О современном состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау. Сов. бот., 1. — Гудошников С. В. (1970). Некоторые данные о листостебельных мхах липового острова. В кн.: Проблемы комплексн. изучения географ. района и методы краеведч. работы в школе. Секц биол., Новокузнецк. — Гудош-

н и к о в С. В. (1973). Дополнение к списку листостебельных мхов Западного Саяна В кн.: Матер. конф. «Проблемы гляциологии Алтая», Томск. — К а л и н и н А. М. (1973). Лесорастительное и лесохозяйственное районирование Кемеровской области. Изв. Сиб. отд. АН СССР, биол., 15, 3. — К о л о к о л ь н и к о в Л. Б. (1941). О распространении липы и некоторых новых растений Кузнецкого Алатау. Заметки по фауне и флоре Сибири, 5. — К р а п и в к и н а Э. Д. (1973). К изучению реликтов черневой тайги Кузнецкого Алатау. Изв. Томск. отд. ВБО, 6. — К р ы л о в П. Н. (1891). Липа в предгорьях Кузнецкого Алатау. Изв. Томск. унив., 1. — К р ы л о в П. Н. (1925). Материалы к флоре споровых растений Алтая и Томской губернии. Изв. Томск. унив., 75. — К у м и н о в а А. В. (1949). Весенняя фаза развития липового острова Кузнецкого Алатау. Изв. Зап.-Сиб. ФАН СССР, биол., 3, 1. — К у м и н о в а А. В. (1950). Растительность Кемеровской области. — К у м и н о в а А. В. (1951). К современному состоянию липового острова в Кузнецком Алатау. Тр. Томск. гос. унив., 116. — К у м и н о в а А. В. (1973). Характерные черты Алтайско-Саянской геоботанической области. Изв. Томск. отд. ВБО, 6. — Л а з а р е н к о А. С. (1936). Краткий определитель лиственных мхов Дальнего Востока. — Л а з а р е н к о А. С. (1939). Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока. В сб.: Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. — Л а з а р е н к о А. С. (1944). Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока. Сов. бот., 6. — Л а з а р е н к о А. С. (1951). Определитель лиственных мхов БССР. — Л а з а р е н к о А. С. (1955). Определитель лиственных мхов Украины. — М е л ь н и ч у к В. М. (1970). Определитель лиственных мхов средней полосы и юга Европейской части СССР. — Н а з и м о в а Д. И. (1967). Реликты неморальной флоры в лесах Западного Саяна. Лесоведение, 3. — Р е в е р д а т т о В. В. (1931). Растительность Сибирского края. Изв. ВГО, 63, 1. — Р е в е р д а т т о Л. Ф. (1924). Очерк растительности юго-восточной части Томской губернии. Изв. Томск. унив., 74. — Р е в е р д а т т о Л. Ф. (1925). К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау. Изв. Томск. унив., 75, — Р ы к о в с к и й Г. Ф. (1970). Эпифитные мохообразные Березинского заповедника. В кн.: Флористические и геоботанические исследования в Белоруссии. — С а в и ч - Л ю б и ц к а я Л. И., З. Н. С м и р н о в а. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. — С о ч а в а В. Б., А. М. С е м е н о в а - Т я н - Ш а н с к а я. (1956). Широколиственные леса. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснит. текст к геобот. карте, 1. — Т а б а ч к о в а Э. Д. (1964). К современному состоянию липовых лесов Кузнецкого Алатау. Докл. VII науч. конф. Новокузнецк. пед. инст. по биол. наукам. — Т о л м а ч е в А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Х л о н о в Ю. П. (1958). К характеристике липового леса в Кузнецком Алатау. Тр. по лесн. хоз. Сибири, 4. — Х л о н о в Ю. П. (1965). Липы и липняки Западной Сибири. — P o d p e r a J. (1954). Conspectus muscorum europaeorum. — R e i m e r s H. (1954). *Bryophyta.* Moose. In A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 12. Aufl., 1.

Томский государственный педагогический институт.

Получено 18 X 1974.

УДК 581.9 : 582.34 (470.13)

Г. В. Железнова, Р. Н. Шляков

НОВЫЕ НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ МОХООБРАЗНЫХ НА СРЕДНЕМ ТИМАНЕ (КОМИ АССР)

G. V. ZHELEZNOVA, R. N. SHLYAKOV. NEW FINDINGS OF RARE SPECIES OF *BRYOPHYTA* IN MIDDLE TIMAN (KOMI A.S.S.R.)

При обработке бриологических сборов, проведенных Г. В. Железновой на Среднем Тимане (1973 г.), нами обнаружено несколько новых или редких для Коми АССР видов мохообразных. Нахождение их в Коми АССР представляет интерес не только в флористическом, но и в ботанико-географическом отношении, поскольку почти все приведенные ниже виды не указываются вообще для северо-востока европейской части СССР (Поле, 1915; Городков, 1932; Куваев, 1970; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Шляков, 1973; Зиновьева, 1973; Кильдюшевский, Железнова, 1974).

Hepaticae

1. *Cladopodiella francisci* (Hook.) Buch. — В 3 км к северу от дер. Нонбург, плоское понижение пушицево-сфагновое с андромедой, 9 VIII. Первое нахождение вида в восточной части европейской территории СССР.

2. *Cephaloziella integerrima* (Lindb.) Warnst. — Правый берег р. Нонбург в 5 км от устья, обнажение песчаника, 10 VIII.

3. *Lophozia perssonii* Buch et S. Arn. — По правому берегу р. Цильмы, в 5 км от дер. Нонбург ниже по течению, каменистый склон, 6 VIII.

Два последних вида известны из СССР лишь по единичным находкам из западной части европейской территории.

4. *Anastrophyllum sphenoloboides* Schust. — В 3 км к северу от д. Нонбург, редина сосны кустарничково-сфагновая, между буграми, 9 VIII. Единственное известное до сих пор местонахождение вида в европейской части СССР, как и в Европе в целом, — запад Кольского п-ова (Шляков, 1974). Остальные известные местонахождения — в западной Гренландии, на о. Амчитка (Алеутские о-ва) (Schuster, 1969) и на западе Чукотского п-ова (Шляков, 1975).

5. *Solenostoma caespiticium* (Lindenb.) Steph. — В 2.5 км от д. Мыла вниз по течению р. Мылы, 0.5 км от левого берега, откосы дороги по склону, 14 VIII. Первое указание вида для востока европейской части СССР. Л. А. Зиновьева (1973) этот вид приводит для восточного склона Приполярного Урала.

6. *Plagiochila arctica* Bryhn et Kaal. — По левому берегу р. Мылы в 1.5 км от дер. Мыла вниз по течению, ольшаник кустарниково-разнотравный, на заиленных стволах деревьев и пеньках, 14 VIII. Первое указание для Коми АССР. Наличие вида на северо-востоке европейской территории не является неожиданным, поскольку он известен и из Сибири, и из Мурманской обл. (Шляков, 1974). Значительно больший интерес представляет нахождение его в глубине таежной зоны, именно в средней части подзоны северной тайги: это пока наиболее южное нахождение вида.

Musci

7. *Seligeria campylopoda* Kindb. — В 5 км вниз по течению от дер. Нонбург, по правому берегу р. Цильмы, на мелкоземе известняковых обнажений, 6 VIII, со спорогонами. Первое указание для северо-востока европейской части СССР.

8. *Dicranum acutifolium* (Lindb. et Arn.) C. Jens. — По левому берегу р. Мылы в 3 км от дер. Мыла вверх по течению, задернованные «языки» с елью и сосной и кустарничково-злаковым покровом по известняковой осыпи, 15 VIII. Вид впервые приводится для лесной зоны европейской части СССР.

9. *Dicranum elatum* Lindb. — По левому берегу р. Мылы, в 4.5 км от дер. Мыла, вверх по течению, смешанный кустарничково-лишайниково-моховой лес, 15 VIII. Одно из единичных местонахождений вида на северо-востоке европейской части СССР (впервые здесь собран Шляковым в низовьях р. Кожвы — притока Печоры).

10. *Barbula torphacea* (Brid.) Mitt. — По левому берегу р. Мылы в 2.8 км от дер. Мыла вверх по течению, на камнях известняка в ольшанике на берегу, 15 VIII. По-видимому, первое указание для севера СССР: В. М. Мельничук (1970) отмечает этот вид только для юго-запада европейской части; Э. Нюхольм (Nyholm, 1956) для Фенноскандии приводит его лишь из южных частей.

11. *Pohlia saprophila* (C. Muell.) Broth. — По левому берегу р. Цильмы в 2 км от дер. Нонбург вверх по течению, выходы песчаника в елово-березовом кустарничковом лесу, 7 VIII, со спорогонами. Редкий вид, из-

вестный с территории СССР только из Средней Азии; первое указание для европейской части и для севера СССР.

Наиболее вероятно, что присутствие в районе большинства перечисленных видов связано с распространением здесь известковых пород.

ЛИТЕРАТУРА

Г о р о д к о в Б. Н. (1932). Лиственные мхи (*Bryinae*) восточного склона Полярного Урала. Тр. Бот. муз. АН СССР, 24. — З и н о в ь е в а Л. А. (1973). К флоре печеночных мхов Полярного и Северного Урала. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 263. — К и л ь д ю ш е в с к и й И. Д., Г. В. Ж е л е з н о в а. (1974). К бриофлоре Коми АССР. Бот. ж., 59, 6. — К у в а е в В. Б. (1970). Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин. Тр. Инст. экол. раст. и животн. УФАН СССР, 70. — М е л ь н и ч у к В. М. (1970). Определитель лиственных мхов средней полосы и юга Европейской части СССР. — П о л е Р. (1915). Материалы для познания растительности Северной России. I. К флоре мхов Северной России. Тр. Бот. сада Петра Великого, 33. — С а в и ч - Л ю б и ц к а я Л. И., З. Н. С м и р н о в а. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. — Ш л я к о в Р. Н. (1973). Некоторые результаты изучения печеночных мхов европейского и западносибирского севера СССР. Бот. ж., 58, 10. — Ш л я к о в Р. Н. (1974). Дополнения к флоре мохообразных СССР. Нов. сист. низш. раст., 11. — Ш л я к о в Р. Н. (1975). Дополнения к флоре печеночников Советской Арктики. Нов. сист. низш. раст., 12. — N y h o l m E. (1956). Illustrated moss flora of Fennoscandia, II. Musci, 2. — S c h u s t e r R. M. (1969). *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian, 2.

Коми филиал АН СССР,
г. Сыктывкар
и
Полярно-альпийский ботанический сад,
г. Кировск.

Получено 8 XII 1974.

УДК 581.524.3 : 582.632.2 : 634.448

С. С. Веретенников, Н. В. Куприянов

ФОРМИРОВАНИЕ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА В КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗАХ ДУБА ГОРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ЧУВАШСКОЙ АССР

S. S. V E R E T E N N I K O V, N. V. K U P R I Y A N O V. FORMATION OF GRASS COVER IN OAK CULTURPHYTOCOENOSES

Выявлены основные закономерности формирования травяного покрова в культурфитоценозах дуба Горьковской области и Чувашской АССР. Приводятся данные о продолжительности различных этапов развития травостоя, а также сведения о проективном покрытии, продуктивности надземной фитомассы и количестве видов разных групп травянистых растений (лесных, сорных и видов открытых местообитаний) на каждом этапе. Для сравнения некоторые из этих показателей даны и для естественных дубрав районов исследований.

Травяной покров является важной составной частью лесного биогеоценоза. Особенно велико его значение в лесных культурах (культурфитоценозах). Обильное разрастание сорных и луговых трав может сильно затормозить развитие древесного яруса насаждений. В то же время по мере роста культур травяной покров сам испытывает все более увеличивающееся воздействие деревьев и кустарников. С возрастанием эдифицирующей роли древесно-кустарниковых пород изменяются видовой состав, ярусное строение травостоя, обилие отдельных видов трав. Таким образом, развитие травяного покрова лесных культур в конкретных условиях местообитания в значительной степени отражает специфическую фитосреду, образуемую древесно-кустарниковым ярусом, и является хорошим показателем этой среды.

Объектом исследования послужили культурфитоценозы дуба, находящиеся на разных возрастных этапах своего развития. Полевые работы

проводились в 1968—1971 гг. в правобережной части Горьковской области и в 1973—1974 гг. — в Чувашской АССР. Эти районы расположены в подзоне широколиственных лесов близ границы с северной лесостепью. Преобладают серые лесные слабооподзоленные суглинистые почвы. Подстилающими породами служат четвертичные глины и суглинки, реже — супеси. Наиболее распространенным типом леса является дубрава кленово-липово-снытевая, значительно реже встречаются дубравы лещиновые и ясеневые. Тип условий местопроизрастания — свежая дубрава ($Д_2$).

В настоящее время опубликовано довольно много работ по изучению характера взаимоотношений в естественных дубравах древесного и кустарникового ярусов, с одной стороны, и травяного яруса, с другой. Динамика травяного покрова на вырубках и в культурах дуба исследована значительно меньше.

Н. М. Березенко (1949) показал общую направленность динамики лесных и светолюбивых видов трав при зарастании вырубок в дубравах Белоруссии. В. Н. Виппер и П. Б. Виппер (1953) приводят данные о травянистых видах полезащитных насаждений степного Заволжья. В работе А. А. Матвеевой (1957) показано влияние травяного покрова на культуры дуба в Борисоглебском лесном массиве. Н. Е. Поляков и Л. П. Полякова (1966) установили характер изменения травянистой растительности в культурах дуба Белоруссии в зависимости от способов обработки почвы. К. К. Полуяхтов (1972) дал характеристику мелкозлакового типа дубовых вырубок южной части Горьковской области. В. П. Бельков и др. (1974) рассматривают травяной покров на вырубках в зоне широколиственных лесов.

Эти исследования дают общее представление о формировании травяного покрова на вырубках и в молодых культурах дуба, но в них, как правило, динамика травостоя отражена только на отдельных возрастных этапах. Наиболее полной является, на наш взгляд, работа М. А. Альбицкой (1960), в которой анализируются основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны Украины. Альбицкая выделяет две качественно различные стадии в развитии травостоя — бурьянную (до смыкания крон деревьев) и лесную (после смыкания крон). В пределах лесной стадии, в зависимости от обилия и характера распределения травяного покрова, выделяется ряд фаз. Автор отмечает, что количество фаз и быстрота их прохождения зависят не только от «светового состояния насаждений», но и от конкретных лесорастительных условий.

В районе наших исследований формирование травяного покрова в культурах дуба не изучено; однако этот процесс имеет здесь ряд специфических черт, обусловливаемых особенностями взаимоотношений между древесно-кустарниковым и травяным ярусами в данных лесорастительных условиях. В указанных выше работах отсутствуют сведения об изменении количества видов и продуктивности надземной фитомассы разных ценотических групп травостоя по мере развития культурфитоценозов. В нашей работе мы сделали попытку показать динамику развития травостоя по отдельным возрастным этапам с указанием для каждого этапа его продолжительности, количества видов и продуктивности надземной фитомассы различных ценотических групп травяного покрова. Некоторые из этих показателей даются в сравнении с данными об естественных дубравах района исследований.

В основу полевых исследований положена методика В. Н. Сукачева (Сукачев, Зонн, 1961). Всего в культурфитоценозах заложено 86 пробных площадей размером 0.04—0.4 га. Возраст обследованных культур дуба от 2—3 до 76 лет. Нами описаны как чистые, так и смешанные культуры дуба с сосной, лиственницей, липой, кленом остролистным, ясенем обыкновенным, акацией желтой и другими породами. Насаждения создавались рядами и площадками, посевом желудей или посадкой 1—2-летних саженцев, причем первоначальная густота культур сильно варьи-

ровала (от 300 до 10 000 посадочных или посевных мест на гектар). 44 пробных площади заложены также в естественных дубравах, расположенных в непосредственной близости к описываемым культурам. Это позволяло устанавливать исходные типы леса для культур и судить о направлении динамики травяного покрова в них.

Для более детальной характеристики травостоя на 38 пробных площадях, в том числе на 17 в естественных дубравах, определена продуктивность надземной фитомассы травянистых растений по методике, изложенной в работе Л. П. Рысина и Ф. Н. Золотовой (1968).

В целом процесс формирования травяного покрова в культурфитоценозах дуба протекает весьма динамично и характеризуется непостоянством состава и обилия видов разных ценотических групп. Так, если в естественных дубравах нами в июле—августе зафиксировано всего 150 видов травянистых растений, то в культурах дуба отмечено 270 видов. Травянистые растения культурфитоценозов разделяются нами на 3 основные группы.

1. **Лесные виды.** К ним относятся в основном теневыносливые растения, характерные для естественных дубовых лесов района исследований: *Aegopodium podagraria*,[1] *Carex pilosa*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*. *Asarum europaeum*, *Viola mirabilis*, *Glechoma hederacea*, *Aconitum excelsum*, *Orobus vernus*, *Asperula odorata*, *Dryopteris filix-mas*, *Geum urbanum*, *Epipactis latifolia*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Ranunculus cassubicus*, *Rubus saxatilis*, *Veronica chamaedrys* и др.

2. **Виды открытых местообитаний.** К ним относятся растения суходольных лугов, вырубок, залежей, прогалин: *Calamagrostis epigeios*, *Chamaenerion angustifolium*, *Festuca sulcata*, *F. pratensis*, *Plantago media*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Melampyrum nemorosum*, *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, *Alchemilla* sp., *Campanula patula*, *Linaria vulgaris*, *Pimpinella saxifraga*, *Rumex acetosa*, *Potentilla argentea*, *Trifolium hybridum*, *Vicia cracca*, *Galium mollugo*, *Hypericum perforatum*, *Knautia arvensis*, *Lathyrus pratensis* и др.

3. **Сорные виды.** В эту группу мы отнесли рудеральные сорняки, а также сорняки полей, лугов и лесов: *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Tanacetum vulgare*, *Chenopodium album*, *Berteroa incana*, *Carduus crispus*, *Cichorium intybus*, *Convolvulus arvensis*, *Cirsium arvense*, *Erigeron canadensis*, *Plantago major*, *Trifolium arvense* и др.

При анализе описаний пробных площадей нами выявлены некоторые общие закономерности формирования травяного покрова в культурфитоценозах дуба, определяемые средообразующим влиянием древесного и кустарникового ярусов. В развитии травяного покрова хорошо различаются две качественно различные стадии: сорно-луговая и дубравного широкотравья.

Сорно-луговая стадия. Характеризуется преобладанием в травостое светолюбивых видов открытых местообитаний и большим количеством сорняков. Она продолжается с момента создания культур до начала смыкания крон древостоя, т. е. обычно 10—12 лет. Эдифицирующее влияние древесных пород еще очень невелико, поэтому в травяном покрове господствуют виды, характерные для открытых мест (вырубки, залежи, прогалины), на которых создаются насаждения. Если насаждение создается на свежей дубовой вырубке, то в травостое молодых культур в первые 3—4 года значительное участие принимают виды дубравного широкотравья, но к концу стадии они обычно уступают место сорно-луговой флоре, ведущую роль в которой играют злаки. На свежих вырубках часто наблюдается очень обильное развитие всего 2—3 видов растений, таких как *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios* и некоторых других, образующих до 50% общей надземной фитомассы травостоя. Несмотря на непостоянство и быструю смену доминантов в травяном покрове, фор-

---

[1] Названия видов растений приводятся по «Флоре СССР».

мирующиеся в конце этой стадии фитоценозы в основном относятся к ассоциации дубняк разнотравно-злаковый (Quercetum mixtoherboso-graminosum).

Количество сорняков зависит от способа обработки почвы. В наших условиях наибольшее развитие сорных видов наблюдается после сплошной вспашки. Однако подавляющее большинство обследованных нами насаждений создано посевом или посадкой в плужные борозды, реже в лунки или на площадки. При этом количество видов и продуктивность надземной фитомассы сорных растений сравнительно невелики и не превышают 20% от всего количества видов и их общей продуктивности (см. таблицу).

Изменение количества видов и надземной фитомассы разных групп видов травостоя на различных стадиях его развития

Показатели	Культурфитоценозы дуба				Естественные кленово-липово-снытевые дубравы
	сорно-луговая стадия	стадия дубравного широкотравья			
		фаза			
		первая	вторая	третья	
Среднее количество видов на пробной площади	35—40	50—55	15	30—35	30—32
В том числе (%):					
сорных видов	15	10	10	5	3—5
видов открытых местообитаний	60	50—60	35	25—30	25—30
лесных видов	25	30—40	55	60—70	65—70
Общая продуктивность надземной фитомассы (г/м²) в воздушно-сухом состоянии	150—200	50—100	10—15	35—40	30—50
В том числе (%):					
сорных видов	15—20	10	До 1	До 1	До 1
видов открытых местообитаний	60	60	25	5—10	4—5
лесных видов	25	30	75	90—95	95

Сомкнутость крон древостоя к концу сорно-луговой стадии достигает примерно 0.3. Величина освещенности почвы под древесным пологом близка к освещенности открытого места. Общее проективное покрытие травостоя в этой стадии велико и составляет 70—80%. Задернение почвы достигает 50%.

Стадия дубравного широкотравья. Характеризуется преобладанием теневыносливых видов дубовых лесов и продолжается от начала смыкания крон древостоя до конца жизни культуры. Ведущую роль в формировании травяного покрова играет возрастающее эдифицирующее влияние древесных пород. В зависимости от степени участия видов различных ценотических групп в сложении травостоя и их общего обилия выделяются три фазы в развитии травяного покрова.

П е р в а я ф а з а. Продолжается около 5 лет, от начала до завершения смыкания крон в культурах. Освещенность поверхности почвы очень неравномерна. По нашим данным, она составляет в среднем 30—40% от освещенности открытого места, но в солнечные дни разница в освещенности под сомкнувшимися и несомкнувшимися участками культур очень велика: в тени деревьев она составляет всего около 5% от освещенности открытых участков культур. Под сомкнувшимися участками постепенно появляются теневыносливые виды. Одновременно несколько уменьшается обилие сорных и луговых растений (см. таблицу), однако они еще значительное время присутствуют в культурфитоценозах. Поэтому, несмотря на то что общая продуктивность надземной фитомассы травянистых растений уменьшается примерно вдвое, а проективное покрытие травостоя сокращается на 20—30%, видовая насыщенность значительно возрастает и достигает на отдельных пробных площадях 60—62 видов. На этом этапе

развития культурфитоценозы в основном относятся к группе ассоциаций дубняк разнотравный (Querceta mixtoherbosa). В травяном покрове наиболее обычны *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Galium mollugo*, *Veronica chamaedrys*, *Geranium sylvaticum*, *Geum urbanum*, *Aegopodium podagraria*, *Glechoma hederacea*.

В этой фазе начинает проявляться специфическое эдифицирующее действие различных древесных пород. Например, в 15-летних смешанных культурах дуба с елью и ясенем (квартал 22 Лукояновского лесничества Разинского лесхоза) нами отмечена *Ramischia secunda* — вид, характерный для хвойных лесов и не встречающийся в естественных дубравах этого района.

Вторая фаза. Характеризуется резким снижением общего проективного покрытия травостоя — до 3—5%. Эта фаза в развитии травяного покрова соответствует стадии «чащи» древостоя. Начинается она в культурах в возрасте 15—17 лет и длится 5—7 лет. Сомкнутость крон древесного полога достигает 0.9—1.0, а освещенность почвы под пологом древостоя в это время снижается, по нашим данным, до 1—5% от освещенности открытого места. В культурфитоценозах в этой фазе насчитывается всего по 13—15 видов травянистых растений, представленных отдельными, обычно угнетенными экземплярами. Общая продуктивность надземной фитомассы травостоя минимальна и составляет всего 10—15 г/м^2 в воздушно-сухом состоянии. В целом в разных насаждениях наблюдается сильное варьирование видового состава сохранившихся растений. Ввиду незначительного участия травянистых растений в сложении фитоценозов культуры дуба в этой фазе развития чаще всего относятся к ассоциации дубняк мертвопокровный (Quercetum nudosum).

Интересно, что наряду с теневыносливыми видами под пологом сомкнутых насаждений сохраняются и светолюбивые растения. Очень часто встречается, например, *Epilobium montanum*. В литературе имеются сведения (Карпов, 1958, 1964), что этот вид может произрастать под пологом сомкнутых ельников (Вологодская область) на искусственно обнаженных от покрова площадках, обязательно изолированных от корней деревьев. В нашем случае этот и некоторые другие светолюбивые виды (*Linaria vulgaris*, *Artemisia absinthium*, *Achillea millefolium*) развиваются под пологом сомкнутых насаждений и без изоляции от корней деревьев. По-видимому, прав Л. П. Рысин (1967, 1969), который считает, что корневая конкуренция определяет взаимоотношения растений в тех случаях, когда какой-либо фактор почвенного плодородия по отношению к данному растению находится в минимуме. Поэтому вопрос о движущих механизмах смен видов травянистых растений в данных условиях требует дальнейшего изучения.

Третья фаза. Начинается по мере изреживания насаждения в стадии «жердняка» и продолжается до конца жизни культурфитоценоза. Сомкнутость крон в результате самоизреживания древостоя или проводимых рубок ухода снижается до 0.7—0.8. Освещенность поверхности почвы несколько возрастает, оставаясь в целом весьма низкой (3—7% от освещенности открытого места, повышаясь в отдельных случаях до 15—20%). Параллельно с этим происходит увеличение обилия травянистых растений за счет появления и разрастания дубравных видов. Ко времени стабилизации состава и строения древостоя (30—40 лет) заканчивается и формирование травяного покрова.

В сложившемся травостое преобладает дубравное широкотравье (см. таблицу). Общее проективное покрытие травостоя достигает 50—60%, хорошо выражена ярусная структура (обычно 4 подъяруса), задернение почвы очень слабое. В этой фазе культурфитоценозы по своему составу и строению весьма близки к исходным ассоциациям естественных дубняков. В полностью сформированных насаждениях встречаются также сорняки и небольшое количество лугового разнотравья. Источником проникновения их являются опушки леса, примыкающие к полям, лугам,

задернелым вырубкам и т. п., а также лесные поляны, дороги. Сильное влияние оказывает пастьба скота.

Характеризуя стадию дубравного широкотравья, необходимо отметить, что не во всех культурфитоценозах наблюдаются перечисленные выше фазы формирования травяного покрова. Прохождение различных фаз может сильно задерживаться или вообще отсутствовать в насаждениях с малым количеством посадочных или посевных мест или же при неравномерном распределении их (слишком широкие междурядья — порядка 4—6 м; редкое размещение площадок при густой культуре дуба местами; менее 500 экземпляров на 1 га). В таких случаях происходит неполное смыкание крон или же оно сильно задерживается. Очень сильно нарушают процесс формирования культурфитоценозов сенокошение и пастьба скота. При этом молодые дубки часто подвергаются механическим повреждениям, задерживаются в росте, кустятся; происходит их большой отпад, а зачастую и гибель всего насаждения. В травяном покрове появляется много заносных сорных элементов, а некоторые дубравные виды не выдерживают интенсивного вытаптывания или скашивания и выпадают из состава травостоя.

Указанная продолжительность различных этапов формирования травостоя является в данных лесорастительных условиях оптимальной для насаждений, первоначальная густота которых составляет 10 000 посевных или посадочных мест всех пород на гектар, с равномерным размещением их по площади. Значительные задержки в наступлении очередных этапов развития свидетельствуют о неудовлетворительном состоянии культур и требуют проведения соответствующих мероприятий по уходу за насаждениями или их реконструкции.

ЛИТЕРАТУРА

Альбицкая М. А. (1960). Основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны УССР. В кн.: Искусственные леса степной зоны Украины. Харьков. — Бельков В. П., А. Н. Мартынов, А. Я. Омельяненко. (1974). Регулирование травяного покрова в лесу. — Березенко Н. М. (1949). Наблюдения над динамикой травяного покрова на вырубках и под пологом леса в дубравах БССР. Сборник работ по лесному хозяйству БелНИИЛХ, 9. Минск. — Виппер В. Н., П. Б. Виппер. (1953). Динамика и взаимоотношения древесной и травянистой растительности в полезащитных насаждениях Заволжья. Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 1. — Карпов В. Г. (1958). Конкуренция корней древостоя и строение травяно-кустарничкового яруса в таежных лесах. ДАН СССР, 119, 2. — Карпов В. Г. (1964). Новые экспериментальные данные о механизме смен лесных сообществ в таежной зоне. Бот. ж., 49, 8. — Матвеева А. А. (1957). Травяной покров сплошных лесосек и его влияние на возобновление древесных пород и культуры дуба в Борисоглебском лесном массиве. Тр. Инст. леса АН СССР, 33. — Полуяхтов К. К. (1972). Мелкозлаковый тип дубовых вырубок Разинского лесхоза. В кн.: Ботанико-лесоводственные исследования. Горький.— Поляков Н. Е., Л. П. Полякова. (1966). Изменение растительного покрова в культурах дуба в зависимости от способов обработки почвы. В кн.: Ботаника, 8. Минск. — Рысин Л. П. (1967). Роль конкуренции между корневыми системами во взаимоотношениях древостоя и подлеска с травяно-кустарничковым ярусом в сложных борах. Бот. ж., 52, 6. — Рысин Л. П. (1969). Сложные боры Подмосковья. — Рысин Л. П., Ф. Н. Золотова. (1968). К методике определения продуктивности надземной части травяного покрова. В кн.: Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосковья. — Сукачев В. Н., С. В. Зонн. (1961). Методические указания к изучению типов леса.

Горьковский государственный университет.

Получено 10 VI 1975.

УДК 581.5 [631.547.4+581.162.3] 582.951.6 (234.851)

М. С. Кайгородова

ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ ТРЕХ ВИДОВ *PEDICULARIS* (*SCROPHULARIACEAE*) В ВЕРХОВЬЯХ РЕК СОБИ И ЕЛЬЦА (ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

M. S. KAIGORODOVA. THE ECOLOGY OF FLOWERING AND POLLINATION OF THREE *PEDICULARIS* SPECIES IN THE UPPER REACHES OF RIVERS SOB AND YELETS (POLAR URALS)

Дана антэкологическая характеристика трех видов *Pedicularis*. Выявлено соответствие энтомофильной организации цветков мытников, обитающих в условиях Полярного Урала с его обедненной энтомофауной, действительному способу их опыления. Они эффективно опыляются шмелями. Этому способствуют следующие антэкологические особенности их: разделение генеративных органов обоеполых цветков в пространстве (херкогамия) и во времени (дихогамия), круглосуточное распускание цветков и продолжительное их функционирование. Самоопыление возможно, но осуществляется в ничтожных размерах и является резервом во всех случаях, когда затруднено перекрестное опыление с помощью шмелей.

На Полярном Урале, в верховьях долины рек Соби и Ельца в 1966—1969 гг. мы изучали антэкологию основных компонентов ряда растительных формаций — более 90 видов. Мы стремились выявить приспособления растений в сфере цветения и опыления к суровым условиям горных тундр. Мытники представляют с этой точки зрения особый интерес. Цветки их приспособлены для опыления специализированными длиннохоботковыми насекомыми. Зона тундры бедна насекомыми-опылителями, и район исследования не является исключением в этом отношении. Здесь обитают осы, двукрылые (особенно серфиды), бабочки, жуки и три вида шмелей: Bombus lapponicus Fr., B. ruderatus Fr. и B. balteatus Dahlb. Наиболее эффективными опылителями являются шмели. Предстояло выявить, соответствует ли энтомофильная организация цветков мытников условиям обитания или она стала бесполезной, дисгармонирующей со средой.

В районе исследования мытники представлены 3 видами: *Pedicularis oederi*, *P. lapponica*, *P. sudetica*. Вопрос об опылении мытников в Арктике привлекал внимание многих исследователей. По данным Екстама (Ekstam, 1894, 1897, 1898), мытники на Новой Земле, Шпицбергене и в Скандинавии автогамны. В районе бухты Тикси мытники Эдера и лапландский редко посещаются шмелями (Гаврилюк, 1961, 1966а, б; Шамурин, 1966а, б). Однако на западном арктическом побережье Америки и на островах Канадского арктического архипелага шмели активно опыляют мытники (Sladen, 1922; Bruggeman, 1958; Kevan, 1972). Регулярное посещение мытника Эдера шмелями отметил Ю. И. Чернов (1966). Мытник судетский является одним из излюбленных «шмелиных растений» на о. Врангеля (Шамурин, Тихменев, 1969, 1971). Литературные данные по опылению арктических мытников противоречивы. Они касаются преимущественно наблюдений над посещением цветков мытников шмелями. Переходим к изложению наших данных.

Pedicularis oederi **Vahl.** Мытник Эдера растет рассеянно, в основном в ракомитриевой тундре. Реже встречается в зарослях ерника и на сланцевых обнажениях. В районе исследования этот вид гинодиэцичен. Встречается примерно 30% особей с пестичными цветками и 70% с обоеполыми (по подсчету в 1968 г. из 1000 встреченных нами особей). Обоеполые цветки обычно 18—20 мм длины. Пестичные цветки мельче обоеполых (10—12 мм длины), с рудиментарными пыльниками.

Обоеполые цветки мытника Эдера типично энтомофильные, с оранжево-желтым венчиком. Нектар есть; уловимого запаха нет. Они слабо протогиничны. В теплую солнечную погоду при температуре воздуха 12—23° обоеполые цветки функционировали трое суток, причем в течение первых 40—60 мин. после раскрывания как однополые-пестичные. В этот период головчатое слизистое рыльце экспонировалось из венчика на 2—3 мм (рис. 1, *а*). Четыре больших (2 мм длины) сиреневых пыльника находились

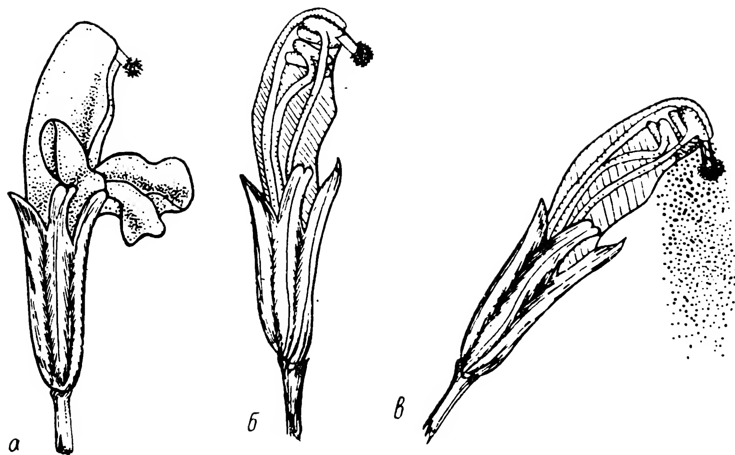


Рис. 1. Цветки *Pedicularis oederi* Vahl.
а — экспонирование рыльца при раскрывании цветков, *б* — пестичная фаза цветения, *в* — автогамия.

под сводом верхней губы, плотно прижатые попарно друг к другу. Они еще были закрыты. Обоеполый цветок в начале цветения может опыляться перекрестно только с помощью насекомых (рис. 1, *б*). Затем сплошной щелью интрорзно вскрывались пыльники. Пыльцы в них много. Через некоторое время после вскрывания пыльников она становится для энтомофилов удивительно сыпучей. Сыпучесть пыльцы характерна и для мытников о. Врангеля (Шамурин, Тихменев, 1971). Отмеченная особенность пыльцы арктических мытников свидетельствует о возможности их опыления с помощью ветра. Однако эта возможность реализуется не часто. Обычно у мытника Эдера цветки в соцветиях направлены вертикально вверх. Рыльце экспонировано из венчика вперед и находится выше пыльников, поэтому пыльца при спокойном падении на него не попадает (рис. 1, *б*). Она высыпается в волосистую трубку венчика. Подобное пространственное разделение одновременно функционирующих генеративных органов в обоеполом цветке (херкогамия) делает перекрестное опыление цветков мытника Эдера необходимым. Однако при порывах ветра цветки принимают вместе с соцветием горизонтальное положение и рыльце оказывается в потоке падающей пыльцы (рис. 1, *в*). Таким образом осуществляется самоопыление в форме автогамии и гейтоногамии, если раньше не произошло опыления с помощью насекомых. Низкий процент завязывания плодов в изоляторах (1.1%) свидетельствует о случайности самоопыления. Удивительная сыпучесть пыльцы мытников, являющаяся признаком анемофилии, служит у них приспособлением к самоопылению.

В верховьях долины рек Соби и Ельца мытники наряду с *Leguminosae*, *Ericaceae*, *Vacciniaceae*, *Labiatae*, *Salicaceae*, *Polygonum bistorta* и некоторыми другими энтомофилами являются излюбленными для шмелей растениями. Несмотря на разреженное произрастание, они всегда активно посещаются шмелями. В теплый солнечный день 12 июля 1968 г. на площади 10 м^2 на цветках мытника Эдера одновременно работали 10 шмелей. Одни собирали нектар, другие — пыльцу. При сборе нектара шмели посещали 22 цветка в минуту. Шмель садился на нижнюю губу венчика, цветок резко наклонялся под его тяжестью. Рыльце прижималось к спинке насекомого, усыпанной пыльцой с других цветков. Проталкивая хоботок к нектарникам в основании венчика, шмель касался изгиба тычиночных нитей, перекрывающих трубку венчика. Пыльники резко сотрясались. Головка и спинка шмеля обсыпались пыльцой. Случаев добывания нектара путем прокусывания трубки венчика шмелем не наблюдалось.

При сборе пыльцы шмели посещали 7—8 цветков мытника Эдера в минуту. Так, 12 июля 1968 г. шмель Bombus lapponicus за 10 мин. посетил 76 цветков, побывав при этом на 14 особях. Посещение шмелями цветков

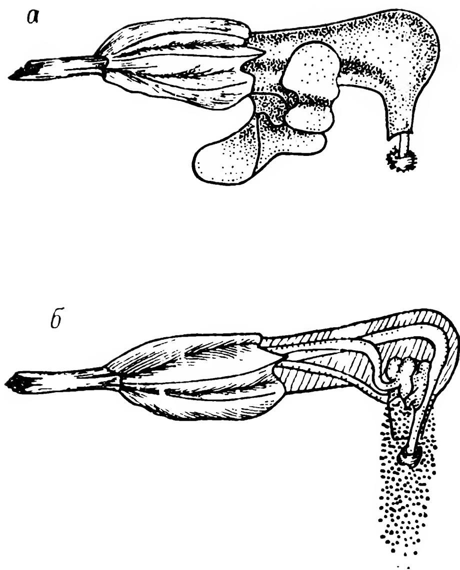


Рис. 2. Цветки *Pedicularis lapponica* L.
а — пестичная фаза цветения, *б* — автогамия.

мытника Эдера характеризуется высоким постоянством. Одни и те же цветки неоднократно посещались сборщиками то нектара, то пыльцы. В одном соцветии в сутки распускалось не более 2—3 цветков. Шмели вынуждены были часто перелетать с соцветия на соцветие, осуществляя перекрестное опыление. Эффективности последнего способствовали следующие приспособления: слабая протогиния, херкогамия, круглосуточное распускание цветков и продолжительное их функционирование. Шмели успевали посетить почти все цветки мытника Эдера благодаря высокой скорости работы и круглосуточной активности. В результате при свободном цветении и опылении плоды завязывались у 81—88% обоеполых цветков. Столь же высоким был процент завязывания плодов при свободном цветении у однополых-пестичных особей, что свидетельствует об эффективности перекрестного опыления с помощью шмелей. Самоопыление возможно, но, как видно из приведенных данных, оно осуществляется в ничтожных размерах и является резервом во всех случаях, когда затруднено перекрестное опыление с помощью шмелей.

Таким образом, мытник Эдера на Полярном Урале является типичным энтомофилом-перекрестником. Самоопыление возможно, но выступает в качестве резерва.

Pedicularis lapponica L. является основным компонентом ерниковой тундры, где растет рассеянно, одиночными особями или чаще группами по 20—50 растений. Мытник лапландский — типично энтомофильное растение. Цветки светло-желтые, двугубые, 13 мм длины. Они обладают запахом, усиливающимся к вечеру. Нектар выделяется, скапливаясь в основании трубки венчика. Цветки собраны по 5—10 в соцветия и ориентированы в них горизонтально. Цветки мытника лапландского резко протогиничны. В теплую солнечную погоду они цвели 7 суток и в течение первых 24 часов функционировали как однополые-пестичные. Слизистое головчатое рыльце экспонировалось из верхней губы на 2—3 мм (рис. 2, *а*). Оно сохраняло жизнеспособность до увядания цветка. Все пыльники вскрывались одновременно через сутки после раскрывания цветка. В крупных пыльниках (2×2 мм) пыльцы много. Она через сутки после вскрывания пыльников свободно высыпалась из них и неизбежно попадала на рыльце собственного цветка (рис. 2, *б*). Так осуществлялась автогамия, если в начале цветения не происходило опыления с помощью шмелей. Рыльце оставалось слизистым еще в течение трех суток после опорожнивания пыльников, затем цветок увядал. В прохладную пасмурную погоду, при температуре воздуха ниже 8°, каждый цветок мытника лапландского функционировал в течение 11—12 суток, причем первые четверо суток как однополый-пестичный.

Шмели всех трех видов активно посещали цветки мытника лапландского, собирая взяток либо нектара, либо пыльцы. При сборе нектара они посещали 20 цветков в минуту, а при сборе пыльцы — 15. Шмель Bombus ruderatus 16 июля 1969 г. за 5 мин. посетил 65 цветков мытника лапландского на 35 особях. При круглосуточной активности и большой скорости работы шмели настолько часто посещали цветки мытника лап-

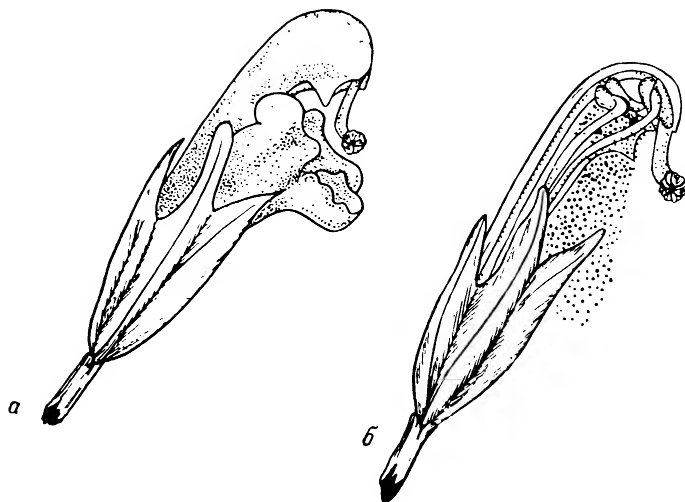


Рис. 3. Цветки *Pedicularis sudetica* Willd.

а — пестичная фаза цветения, *б* — херкогамия (пространственное разделение генеративных органов при одновременном их функционировании).

ландского, что пыльца не попадала на рыльца тех же самых цветков. Автогамия осуществлялась, несмотря на ее возможность, редко и случайно. В изоляторах плоды завязывались только в 1967 г. (у 2.8% цветков). При свободном цветении и опылении плоды завязывались у 73—90% цветков.

Итак, в районе исследования мытник лапландский — преимущественно энтомофильное растение. Опыление его в основном осуществлялось шмелями. Автогамия возможна, даже неизбежна, но в большей степени случайна.

Pedicularis sudetica **Willd.** Встречается рассеянно в пушицево-осоковой тундре. Наиболее обычен на приснежных лужайках. Цветки типично энтомофильные. Венчик двугубый, 20—25 мм длины, лилово-красный. Нектара выделяется много. Цветки обладают слабым приятным запахом. Соцветие короткое, густое, состоит из 25—28 цветков. Цветение в соцветии акропетальное.

Цветки мытника судетского резко протогиничны. В теплую солнечную погоду они цвели в течение 6 суток. Слизистое головчатое рыльце экспонировалось при отгибании верхней губы (рис. 3, *а*). Первые сутки после распускания цветки функционировали как однополые-пестичные. Затем вскрывались крупные пыльники. Пыльца из них высыпалась в течение 12—14 час. Если в этот период пыльца не уносилась шмелями, она свободно высыпалась в трубку венчика, не попадая на рыльце того же самого цветка. Рыльце в результате изгибания столбика оказывалось вынесенным вперед и оставалось вне потока пыльцы (рис. 3, *б*). Цветки могут опыляться только перекрестно. Самоопыление исключено. В изоляторах плоды не завязывались. В прохладную пасмурную погоду цветки мытника судетского функционировали в течение 10 суток.

На Полярном Урале цветки мытника судетского активно посещаются шмелями. При сборе пыльцы они посещали 15 цветков в минуту. Нектар шмели собирают быстрее, посещая 35 цветков в минуту. Самка шмеля лапландского 14 июля 1969 г. за 10 мин. посетила 350 цветков, побывав при этом более чем на 100 соцветиях. Посещение шмелями цветков мытника судетского постоянно.

При круглосуточной активности и высокой скорости работы шмелей они успевали посетить за период цветения подавляющее число цветков мытника судетского. Этому способствовали круглосуточное распускание его цветков и продолжительное их функционирование. При свободном цветении и опылении плоды завязывались в 86—98% цветках.

Таким образом, мытник судетский на Полярном Урале является строгим перекрестником-энтомофилом. Автогамия исключена в результате пространственного разделения генеративных органов.

Итак, на Полярном Урале в верховьях долины рек Соби и Ельца экологически обусловленные морфологические особенности цветков мытников не утратили своего приспособительного значения. Мытники эффективно опыляются шмелями и обильно плодоносят.

ЛИТЕРАТУРА

Гаврилюк В. А. (1961). Продолжительность периода плодоношения и семенная продуктивность растений юго-востока Чукотки. Бот. ж., 46, 1. — Гаврилюк В. А. (1966а). О взаимосвязи животного мира и растительности в тундрах Чукотки. В кн.: Организм и природная среда, 69. — Гаврилюк В. А. (1966б). К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Чернов Ю. И. (1966). Комплекс энтофильных насекомых в тундровой зоне СССР. В кн.: Организм и природная среда, 69. — Шамурин В. Ф. (1966а). Роль насекомых в опылении растений тундровых сообществ. В кн.: Организм и природная среда, 69. — Шамурин В. Ф. (1966б). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Шамурин В. Ф., Е. А. Тихменев. (1969). О цветении и плодоношении норичниковых и бобовых на о. Врангеля. В кн.: Вопросы антэкологии. Материалы к симпозиуму по антэкологии (26—30 мая 1969 г.). — Шамурин В. Ф., Е. А. Тихменев. (1971). Цветение и плодоношение бобовых (*Leguminosae*) и норичниковых (*Scrophulariaceae*) на о. Врангеля. Бот. ж., 56, 3. — Bruggeman P. F. (1958). Insects and environments of the high Arctic. Proceed. Tenth Int. Congress Entomology, 1. — Ekstam O. (1894). Zur Blütenbestäubung in den schwedischen Hochgebirgen. Ofvers. K. Sv. Vet. Ak. Förh., 8. — Ekstam O. (1897). Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semlja. Tromso Mus. Aarch, 18. — Ekstam O. (1898). Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spizbergen. Tromso Mus. Aarsh, 20. — Kevan P. G. (1972). Insect pollination of high Arctic flowers. J. Ecol., 60, 3. — Sladen F. W. L. (1922). The Wasps and Bees collected by the Canadian Arctic Expedition, 1913—1918. Rep. Canad. Arct. Exp. 1913—1918, 3, 9.

Пермский государственный университет.

Получено 30 IV 1975.

УДК 581.9 : 582.998 (47+57)

С. А. Тимохина, В. М. Ханминчун

SCORZONERA IKONNIKOVII LIPSCH. ET H. KRASCH.— НОВЫЙ ВИД ВО ФЛОРЕ СССР

S. A. TIMOKHINA, V. M. KHANMINCHUN. *SCORZONERA IKONNIKOVII* LIPSCH. ET H. KRASCH. — NEW SPECIES IN THE FLORA U. S. S. R.

При исследовании степной флоры южных склонов хребта Восточный Танну-Ола (Тувинская АССР) летом 1972 и 1973 гг. собран новый для флоры СССР вид *Scorzonera ikonnikovii* Lipsch. et H. Krasch., описанный из Монголии. В статье приведены эколого-морфологические особенности вида, местонахождения и фитоценозы, в составе которых он встречен.

Род *Scorzonera* L. насчитывает около 170 видов, распространенных от Средней Европы и Средиземноморской области до Восточной Азии. Представители рода наиболее обильны в аридных районах Передней Азии. На территории СССР известно более 80 видов, наибольшее число которых отмечено на Кавказе и Средней Азии (Липшиц, 1964). Для территории Тувинской АССР приведено 2 вида (Соболевская, 1953).

Во время экспедиционных исследований степной флоры южных склонов хребта Восточный Танну-Ола нами был собран еще один вид рода — *Scorzonera ikonnikovii* Lipsch. et H. Krasch., не зарегистрированный во «Флоре СССР».

Scorzonera ikonnikovii описан из Монголии (Липшиц, 1935). Этот вид наиболее близок к сложному полиморфному виду *Scorzonera austriaca* Willd., занимающему огромную территорию и представленному несколькими разновидностями (Липшиц, 1935, 1964; Крылов, 1949), но четко отличается от него опушенными семянками и завязями. Согласно исследованиям монографа рода С. Ю. Липшица (1935, 1964), *Scorzonera ikonnikovii* следует включить в состав секции *Fibrillosae* Nakai.

Собранные нами образцы отличаются от типичных более широкими прикорневыми листьями, хотя форма и ширина листа очень варьируют. Прикорневые листья у тувинских образцов изменяются от линейно-ланцетовидных (6 мм шириной) до яйцевидно-продолговатых (45 мм шириной). Характер же опушения семянок у всех просмотренных образцов постоянен.

В пределах территории Монгольской Народной Республики *Scorzonera ikonnikovii* растет на степных щебнистых и каменистых склонах, скалах, бэлях, бортах сайров (Грубов, 1955). Многими коллекторами этот вид собран в районах Монголии, граничащих с южными районами Тувинской АССР (Липшиц, 1935). В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР хранятся образцы *Scorzonera ikonnikovii*, собранные на территории Тувы в пограничных с Монголией районах (гора Туз-Таг, пустынные каменистые склоны, 2 VII 1892, П. Крылов; Танну-Ола, р. Чумеллых-Кхем, 16 VII 1915, А. Тугаринов).

Приводим гербарные образцы, собранные нами на территории Тувинской АССР (Гербарий Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР):

1. Тувинская АССР, Тес-Хемский р-н, южный макросклон хр. Восточный Танну-Ола, выс. 1550 м, по дороге на оз. Кара-Холь. Степной склон, 4 VI 1972, цв. В. Ханминчун.

2. Там же, выс. 1350 м, окр. сел. Холь-Ежу, в 3 км на север. Кустарниково-плаунковая каменистая степь, 7 VI 1972, цв., он же.

3. Там же, выс. 1130 м, окр. сел. Холь-Ежу, в 8 км на запад. Подножие гор Алак-Даг. Нанофитоново-ковыльковая каменистая степь, 16 VI 1972, пл. В. Ханминчун, Н. Идт.

4. Там же, выс. 1200 м, окр. сел. Холь-Ежу, долина р. Холь-Ежу, 30 VII 1972, цв., пл. В. Ханминчун, М. Сакович.

5. Тувинская АССР, Овюрский р-н, выс. 1200 м, долина р. Ирбитей. Змеевковая степь, 3 VIII 1972, цв., пл. В. Ханминчун, Л. Купалова, Л. Еременко.

6. Тувинская АССР, Овюрский р-н, окр. сел. Ак-Чыра. Змеевково-нанофитоновая опустыненная степь, 1 VIII 1973, цв., пл. С. Тимохина, М. Сакович.

7. Там же, 2 VIII 1973, цв. С. Тимохина, Л. Данилюк.

8. Там же, шлейфы южных склонов хр. Восточный Танну-Ола. Ковыльково-нанофитоновая степь, 2 VIII 1973, цв., они же.

9. Там же, щебнистая опустыненная степь, 1 VIII 1973, цв., они же.

На территории Тувинской АССР *Scorzonera ikonnikovii* распространена на каменистых и щебнистых субстратах южных склонов центральной и западной частей хребта Восточный Танну-Ола; она входит в состав ассоциаций каменистых и опустыненных степей. Приводим краткую характеристику фитоценозов, в которых отмечена *Scorzonera ikonnikovii*.

1. Разнотравно-полынная степь (описание № 24, 4 VI 1972). Окр. сел. Холь-Ежу, по дороге на оз. Кара-Холь, склон южной экспозиции, выс. 1550 м, крутизна 35°. На поверхности склона часто встречаются выходы скальных пород.

Из кустарников встречаются: *Berberis sibirica* [1] — sol, *Cotoneaster melanocarpus* — sol, *Caragana bungei* — sol, *C. pygmaea* — sol.

---

[1] Названия видов приведены по «Флоре СССР», «Растениям Центральной Азии» с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“» С. К. Черепанова (1973).

Травяной покров по склону распределен неравномерно, покрытие составляет 50—60%; видовой состав: *Selaginella sanguinolenta* — sol, *Koeleria cristata* — sol, *Poa attenuata* — sol, *Carex pediformis* — sp gr, *Stellaria dichotoma* — sol, *Arenaria meyeri* — sol, *Pulsatilla turczaninovii*— sol, *Thalictrum foetidum* — sol, *Stevenia cheiranthoides* — sol, *Sedum hybridum* — sol, *Orostachys spinosa* — sp gr, *Saxifraga sibirica* — sol, *Potentilla acaulis* — sp gr, *Coluria geoides* — sol, *Oxytropis intermedia* — sol, *Peucedanum baicalense* — sol, *Androsace dasyphylla* — sol, *A. lactiflora* — sol, *Gentiana decumbens* — sol, *Amblynotus obovatus* — sol, *Schizonepeta multifida* — sol, *Phlomis tuberosa* — sol, *Thymus mongolicus* — sol, *Veronica incana* — sol, *Aster alpinus* — sol, *Artemisia frigida* — cop_1, *Saussurea pricei* — sol, *Serratula marginata* — sol, *Scorzonera ikonnikovii* — sol, *Youngia tenuifolia* — sol.

2. Кустарниково-плаунковая каменистая степь. (Описание № 35, 7 VI 1972).

Окр. сел. Холь-Ежу, в 3 км на север, склон юго-восточной экспозиции, высота 1350 м. Рельеф скалистый.

Кустарниковый ярус представляют *Atraphaxis pungens*—sol, *Spiraea hypericifolia* — sol, *Caragana bungei* — sol, *C. pygmaea* — sol.

Травяной покров распределен неравномерно, покрытие достигает 60%; в его составе *Selaginella sanguinolenta* — cop_1, *Ephedra monosperma* — sol, *Stipa orientalis* — sol, *Cleistogenes squarrosa* — sol, *Koeleria cristata* — sol, *Poa attenuata* — sp, *Festuca lenensis* — sol, *Agropyron cristatum* — sol, *Psathyrostachys juncea* — sol, *Carex pediformis* — sol, *Allium tenuissimum*— sol, *Kochia prostrata* — sol, *Iris flavissima* — sol, *Stellaria dichotoma* — sol, *Melandrium quadrilobum* — sol, *Clematis aethusifolia* — sp, *Alyssum obovatum* — sol, *Sedum hybridum* — sol, *Orostachys spinosa* — sp gr, *Potentilla acaulis* — sp gr, *P. sericea* — sol, *Chamaerhodos erecta* — sol, *Dracocephalum fruticulosum* — sol, *Linaria acutiloba* — sol, *Artemisia frigida* — sol, *Scorzonera ikonnikovii* — sol.

3. Змеевково-нанофитоновая опустыненная степь (описание № 4, 2 VIII 1973). Покрытие 40, задернованность 20%. Почвы светлокаштановые, щебнистые. Видовой состав растений: *Ephedra sinica* — sol, *Cleistogenes squarrosa* — cop, *Enneapogon desvauxii* subsp. *borealis* — sol, *Stipa glareosa* — sp, *Allium anisopodium* — sol, *A. tenuissimum* — sp, *Kochia prostrata* — sol, *K. sieversiana* — sol, *Nanophyton erinaceum* — sp, *Gypsophila desertorum* — sp, *Erysimum altaicum* — sol, *Potentilla astragalifolia* — sp, *Astragalus laguroides* — sol, *A. monophyllus* — sol, *Zygophyllum pterocarpum* — un, *Euphorbia tshuiensis* — sol, *Vincetoxicum sibiricum* — sol, *Panzeria lanata* var. *argyracea* — sol, *Veronica pinnata* — sol, *Plantago depressa* — sol, *Artemisia caespitosa* — sol, *A. frigida* — sol, *A. scoparia* — sol, *Asterothamnus poliifolius* — sol, *Heteropappus altaicus* — sol, *Scorzonera ikonnikovii* — sol.

Отмеченные на территории Тувинской АССР местонахождения *Scorzonera ikonnikovii* пополняют флору СССР еще одним видом из семейства *Compositae* и расширяют ареал эндемичного монгольского вида.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. — Крылов П. Н. (1949). Род *Scorzonera* L. Флора Западной Сибири, 11. — Липшиц С. Ю. (1935). Фрагменты к монографии рода *Scorzonera*. 1. — Липшиц С. Ю. (1964). Род *Scorzonera* L. Флора СССР, 29. — Соболевская К. А. (1953). Конспект флоры Тувы.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР
Новосибирск.

Получено 17 VI 1975 г.

УДК 631.8 : 581.524.3 : 581.524.4 : 582.341 (285.3)

Т. А. Работнов, Е. К. Ракитина

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЗОТРОФНОГО СФАГНОВОГО БОЛОТА

T. A. RABOTNOV, E. K. RAKITINA. THE EFFECT OF FERTILIZATION ON THE VEGETATION OF MESOTROPHIC SPHAGNUM MIRE

Повторное внесение минеральных удобрений NPK (в течение трех лет) и извести (в течение двух лет) на мезотрофном сфагновом болоте привело к исчезновению сфагнума и образованию на месте фитоценоза со сплошным покровом из *Sphagnum fallax* и разреженным травяным покровом из *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata* других фитоценозов с достаточно сомкнутым травостоем. В варианте Ca возник полидоминатный фитоценоз из *Calamagrostis canescens*, *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*, а в вариантах NPK и NPKCa сформировались монодоминантные фитоценозы с преобладанием *Calamagrostis canescens*.

С целью демонстрации студентам значения для растений улучшения обеспеченности их элементами минерального питания на территории Звенигородской биологической станции Московского университета (близ г. Звенигорода Московской области) в 1971 г. было заложено несколько опытов. Один из них поставлен на мезотрофном сфагновом болоте, которое расположено в вытянутом (примерно 350×80 м) понижении, окруженном сосново-еловыми лесами, на водоразделе рек Москвы и Сетуни (Слука, 1971). Небольшие повышения на болоте заняты разреженным древостоем из сосны *Pinus sylvestris* L. f. *uliginosa* 8—10 м высотой с примесью *Betula pubescens* Ehrh. и *Picea abies* (L.) Karst. Из кустарников встречаются *Frangula alnus* Mill. и *Salix aurita* L. Обильно представлены пушица *Eriophorum vaginatum* L. и клюква *Oxycoccus palustris* Pers. Моховой покров состоит главным образом из *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. и *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jensen. Значительно большую площадь занимают пониженные, более увлажненные места со сплошным покровом из *Sphagnum fallax* Klinggr. и разреженным (полнота 25—30%) травяным покровом из вахты *Menyanthes trifoliata* L., кизляка *Naumburgia thyrsiflora* (L). Reichb., сабельника *Comarum palustre* L., осок пушистоплодной *Carex lasiocarpa* Ehrh. и вздутой *C. rostrata* Stokes. Кроме того, в небольшом количестве встречается вейник *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, клюква *Oxycoccus palustris* и осока *Carex omskiana* Meinsch.

Опыт заложен в пониженном участке болота, который с весны покрыт водой. Мощность торфа включая сфагновый очес, равна 50—60 см. Схема опыта: контроль (без удобрения), Ca, NPK, NPKCa. Размер делянок — 15 м^2 (5×3 м), повторность отсутствовала. В первый раз удобрения внесены на делянку 20 VII 1971 в следующих количествах: Ca в форме доломитовой муки — 4.5 кг (30 ц/га); N в форме аммиачной селитры — 1.5 кг (10 ц/га или примерно 300 кг/га N); P в виде суперфосфата — 1.5 кг (10 ц/га или примерно 200 кг/га P_2O_5); K в форме хлористого калия — 1.0 кг (6.6 ц/га или примерно 400 кг/га K_2O). Удобрения вносились повторно в тех же количествах весной 1972 и 1973 гг. (в 1973 г. известь не применялась).

Уже в первый год внесения удобрений в вариантах NPK и NPKCa произошли заметные изменения в растительности, проявившиеся главным образом в увеличении числа и мощности побегов вейника. На следующий год изменения были заметны и в варианте Ca, а в вариантах NPK и NPKCa сформировались достаточно сомкнутые (полнота 70—80%) высотой до 80—100 см травостои с преобладанием вейника, что имело место и в 1973 г. Результаты действия Ca, NPK и NPKCa на растительность были учтены 21 VII 1973. Для этой цели на каждой опытной делянке были срезаны у поверхности почвы надземные побеги сосудистых растений и собраны мхи на 25 произвольно взятых площадках по 0.1 м^2 каждая). Сфагновые мхи срезались на уровне перехода побегов в бесхлорофильную часть. Укосы разбирались по видам; у трав подсчитывались число побегов

ТАБЛИЦА 1

Изменение массы (в граммах воздушно-сухого вещества на площади 2.5 м²) надземных органов растений по вариантам опытов

Вид	Контроль		Ca		NPK		NPKCa	
	вес	% от общей массы	вес	% от общей массы	вес	% от общей массы	вес	% от общей массы
Agrostis canina	0.9	0.3	60.9	7.7	8.9	1.2	11.6	1.0
Calamagrostis canescens								
вегетативные побеги	25.0	7.2	99.6	12.7	468.8	63.4	664.2	55.0
генеративные побеги	4.7	1.3	76.2	9.7	122.8	16.6	235.9	19.5
Carex lasiocarpa	117.3	33.6	152.6	19.4	4.0	0.5	57.4	4.8
C. omskiana	—	—	—	—	—	—	16.8	1.4
C. rostrata	52.9	15.1	165.0	21.0	64.9	8.8	103.3	8.6
Comarum palustre	25.9	7.4	36.1	4.6	22.5	3.0	48.9	4.0
Menyanthes trifoliata	87.3	25.0	107.6	13.7	5.6	0.7	10.4	0.9
Naumburgia thyrsiflora	29.9	8.6	86.5	11.0	42.3	5.8	57.7	4.8
Oxycoccus palustris	5.2	1.5	0.2	0.02	—	—	—	—
Picea abies	0.02	—	—	—	—	—	—	—
Всего	349.1	100	784.7	100	739.8	100	1206.2	100
Calliergon stramineum	16.0	2.5	67.1	93.6	0		1.1	
Polytrichum commune	0.01		—	—	0		0	
Sphagnum fallax	617.3	97.5	4.6	6.4	0		0	
Всего	633.3	100	71.7	100	0		1.1	

(у вейника раздельно генеративных и вегетативных) или число листьев (вахта). Взвешивание проведено после высушивания до воздушно-сухого состояния.

Результаты учета сведены в табл. 1 и 2. Из этих данных можно сделать следующие выводы. Под влиянием двукратного (в 1971 и 1972 гг.) внесения доломитовой муки, содержащей не только Ca, но и Mg, растительность изменялась коренным образом. *Sphagnum fallax* Klinggr., преобладавший в контроле, почти полностью исчез. Возросло участие *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb., но общая масса мхов по сравнению с контролем снизилась в 9 раз. Более чем вдвое возросла масса надземных органов травянистых растений. Из цветковых растений лишь клюква реагировала на известкование отрицательно; реакция остальных видов была положительной. По сравнению с контролем наиболее значительно возросло участие в фитоценозе полевицы *Agrostis canina* L., *Calamagrostis canescnes*, *Carex rostrata* и *Naumburgia thyrsiflora*. Полидоминантность в травостое не только сохранилась, но даже возросла: в контроле к доминантам можно отнести *Carex lasiocarpa* (33.6%), *Menyanthes trifoliata* (25.0%), *Carex rostrata* (15.1%); в варианте Ca — *Calamagrostis canescens* (22.4%), *Carex rostrata* (21.0%) и *Carex lasiocarpa* (19.4%), а также *Menyanthes trifoliata* (13.7%) и *Naumburgia thyrsiflora* (11.0%).

Резкое снижение участия *Sphagnum fallax*, вероятно, было обусловлено непосредственным воздействием на него доломитовой муки, а возможно, и снижением кислотности воды, пропитывающей моховой покров, а также затенением травами. Благоприятную реакцию травянистых растений на внесение доломитовой муки можно объяснить улучшением обеспеченности их Ca и Mg, снижением кислотности и особенно устранением воздействия на них сфагнума. Под влиянием трехкратного внесения NPK (в 1971, 1972, 1973 гг.) в фитоценозе произошли еще более значительные изменения, чем в варианте Ca. Мхи исчезли; флористический состав остался без изменения, но резко изменилось абсолютное и относительное участие отдельных видов. Лишь один вид — *Calamagrostis canescens* — реагировал на внесение NPK более положительно, чем на внесение Ca: его абсолютное участие возросло (по сравнению с контролем) по весу почти в 20 раз, а по числу побегов — в 13. Он стал единственным, притом абсолютным (80% от общей продуктивности) доминантом. Резко отрицательно на NPK реагировали вахта и осока пушистоплодная. Участие *Carex rostrata* и *Comarum palustre* по сравнению с контролем почти не изменилось, участие *Naumburgia thyrsilora* несколько возросло. Общий урожай в варианте NPK был примерно таким же, как и в варианте Ca. При этом урожай доминирующего растения (вейника) возрос почти в 3.5 раза, а урожай всех остальных видов снизился, что, несомненно, было связано с усилившейся конкурентной способностью вейника. На 3 учетных площадках из 25 (в варианте NPK) вейник не произрастал, но не было и сфагнума; это дает основание думать, что отсутствие его в варианте NPK обусловлено не только формированием достаточно сомкнутого травостоя, но и непосредственным воздействием удобрения.

При внесении NPK (в 1971, 1972, 1973 гг.) в сочетании с двукратным (в 1971 и 1972 гг.) внесением доломитовой муки сформировался монодоминантный вейниковый травостой, флористически сходный с травостоем в варианте NPK, но значительно более продуктивный (более чем в 1.5 раза). Урожайность вейника могла бы быть еще более высокой, если бы часть его побегов не была срезана и не измельчена каким-то грызуном (по мнению сотрудника кафедры позвоночных МГУ Г. Н. Симкина, полевкой-экономкой). Добавление Ca к NPK привело к увеличению продуктивности всех других видов, но все они за исключением сабельника более благоприятно реагировали на внесение Ca, чем на NPKCa. Во всех вариантах с внесением удобрений (Ca, NPK, NPKCa) резко возросла пронизанность верхнего слоя почвы корнями (задернованность).

Продуктивность видов трав по вариантам опытов зависела как от числа побегов, так и от их мощности (табл. 2). У вейника от контроля к вариан-

ТАБЛИЦА 2

Изменение числа побегов (на площади 2.5 м²) и среднего веса побега (в граммах) по вариантам опыта

Вид	Контроль		Ca		NPK		NPKCa	
	число побегов	средний вес побега	число побегов	средний вес побега	число побегов	средний вес побега	число побегов	средний вес побега
Agrostis canina	40	0.02	777	0.08	95	0.09	85	0.14
Calamagrostis canescens								
вегетативные побеги	47	0.5	214	0.48	560	0.84	657	1.01
генеративные побеги	5	0.93	76	1.0	131	0.94	223	1.05
Carex lasiocarpa	445	0.26	446	0.35	9	0.45	125	0.46
C. rostrata	115	0.46	332	0.50	59	1.1	73	1.41
Comarum palustre	18	1.44	40	0.9	36	0.62	39	1.25
Menyanthes trifoliata	487 *	0.18 **	322 *	0.33 **	7 **	0.8 **	17 *	0.61 **
Naumburgia thyrsiflora	148	0.20	238	0.36	40	1.06	60	0.96

* Число листьев.
** Средний вес одного листа.

там Ca → NPK → NPKCa происходило значительное увеличение вегетативных и генеративных побегов. При этом возросла доля генеративных побегов: контроль — 9.6; Ca — 27.0, NPK — 18.8, NPKCa — 25.3% от их общего числа. Урожай вейника в варианте Ca возрос исключительно в результате увеличения численности его побегов, а в вариантах NPK и NPKCa — благодаря увеличению числа побегов и мощности вегетативных побегов. Для изменения урожайности полевицы собачьей во всех вариантах опыта имели значение как число побегов, так и их мощность. В варианте Ca продуктивность возросла в результате увеличения у осоки пушистоплодной мощности побегов, а у осоки вздутой — их численности. Снижение урожайности осок, вахты, кизляка при внесении NPK было связано со значительным сокращением числа побегов (у вахты — листьев), несмотря на увеличение их мощности.

Полученные данные дают основание заключить, что обеспеченность элементами минерального питания оказывает большое влияние на состав и количественное соотношение видов в изученном болотном фитоценозе и на его продуктивность: в частности, преобладание *Sphagnum fallax* зависит не только от особенностей водного режима, но и от условий минерального питания. Так же, как и в многочисленных опытах, проведенных на лугах, внесение высоких доз минеральных удобрений, содержащих азот (NPK), привело к исчезновению мхов, к формированию высокопродуктивных травостоев с преобладанием злаков. На сырых заболоченных лугах при внесении NPK в ряде случаев происходит их мезофитизация, смена более гигрофильных видов более мезофильными — явление, получившее название «биологического осушения» (Ellenberg, 1963; Klapp, 1965; Работнов, 1970). Мезофитизация может происходить и при внесении удобрений на болотах. Примером этого может быть превращение болотного фитоценоза с преобладанием пушицы *Eriophorum vaginatum* L. в бухарниковый (*Holcus lanatus* L.) в результате четырехлетнего внесения NPKCa (Bradschaw, 1996). В нашем опыте произошло «озлаковение» травостоя («агростизация»), а не его мезофитизация, так как, судя по экологическим шкалам (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974), вейник сероватый по его отношению к увлажнению не отличается сколько-нибудь существенно от других травянистых растений (осока пушистоплодная и вздутая, вахта, кизляк), входящих в состав изученного фитоценоза.

Внесение высоких доз удобрений на влажные и сырые луга не всегда приводит к преобладанию ценных в кормовом отношении злаков и «био-

логическому осушению». В опыте на лощинном суходольном лугу на территории Звенигородской биологической станции при внесении NPK разрослась таволга *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. В некоторых опытах при внесении NPK начинает преобладать щучка *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. (Bommer, 1964; Клеснил, Турек, 1974). В некоторых случаях «биологическое осушение» при внесении NPK происходит лишь после уничтожения существующей растительности механической обработкой и при посеве трав. Так, на лугу с доминированием в травостое *Molinia coerulea* (L.) Moench и *Schoenus ferrugineus* L. после боронования и подсева трав на 8-й год внесения NPK сформировался травостой с преобладанием *Poa pratensis* L., *P. trivialis* L. и *Festuca pratensis* Huds., а уровень увлажнения, определенный по пятибалльной шкале Элленберга (Ellenberg, 1952), снизился с 4.5 до 3.3—3.4 (Finckh, 1960). Таким образом, «биологическое осушение», по-видимому, может произойти лишь в тех случаях, если в состав травостоев входят мезофильные злаки, способные положительно реагировать на улучшение обеспеченности азотом, и отсутствуют более конкурентоспособные в данных условиях гигрофильные виды, такие как *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. и др. В связи с этим представляет интерес проведение опытов на болотах и заболоченных лугах с внесением удобрений в сочетании с подсевом или подсадкой растений, которые могут произрастать в данных условиях при улучшении обеспеченности их элементами минерального питания.

Несмотря на повторное внесение удобрений весной 1974 г. в вариантах NPK и NPKCa в тех же дозах, как и в предыдущие годы, в фитоценозах этих вариантов произошли резкие изменения. Вейник сероватый, преобладавший здесь в 1972 и 1973 гг., почти целиком погиб. От особей, существовавших в предыдущие годы, сохранились лишь отдельные побеги (проективное покрытие от «единичного» до 1%), но местами появились всходы вейника. В связи с массовым отмиранием вейника сомкнутость травостоев резко снизилась, возникли крупные пятна обнаженного торфа (в обоих вариантах до 50%), мхов не было. Из травянистых растений на гибель вейника положительно реагировала лишь осока вздутая: она пышно разрослась (проективное покрытие 8—10%), образуя мощные вегетативные побеги с длинными (80—100 см) темноокрашенными листьями, генеративные побеги отсутствовали.

Причины массового отмирания вейника неясны. По-видимому, условия 1974 г. для него были не вполне благоприятны, так как участие его в контроле было ниже, чем в 1973 г. В то же время в варианте Ca вейник хотя и снизил свое участие, но остался в числе доминантов (проективное покрытие 20—25%) наряду с вахтой (25%) и сабельником (15%). Жизненное состояние вейника в варианте Ca было также достаточно высоким (много генеративных побегов высотой до 120 см). Возможной причиной массового отмирания вейника в вариантах NPK и NPKCa могло быть скопление на поверхности почвы большого количества отмерших надземных побегов. Однако по массе надземных органов травянистых растений в 1973 г. вариант Ca не отличался от варианта NPK (табл. 1), в котором отмирание вейника не наблюдалось. Более вероятным представляется воздействие H_2S. На участках в вариантах NPK и NPKCa ощущался явный запах сероводорода, который мог образоваться в токсических количествах в результате повторного внесения больших доз суперфосфата, содержащего серную кислоту. Возможно, что массовое отмирание вейника было связано с его состоянием: пышное развитие иногда истощает растение, а в вариантах NPK и NPKCa вейник (в 1973 г.) был значительно более сильно развит, чем в варианте Ca. Первоначально пышное развитие с последующим массовым отмиранием наблюдалось нами и в другом опыте у *Agrostis canina*. Здесь, при внесении в 1970 г. NPK и NPKCa на заболоченном суходольном лугу (*Potentilla erecta*, *Sphagnum girgensohnii*) на следующий 1971 год сфагнум исчез и сформировался травостой с преобладанием полевицы собачьей, которая в 1972 г. почти целиком

отмерла, и в травостое стали преобладать *Potentilla erecta* и *Deschampsia caespitosa*.

Опыт на мезотрофном болоте продолжается, и, возможно, удастся выяснить причину массового отмирания вейника сероватого в 1974 г.

ЛИТЕРАТУРА

Клесни л А., Ф. Турек. (1974). Влияние повышенных доз N, P, K на ботанический состав, урожайность и качество сена на мезофитных и мезогидрофитных лугах. XII Международный конгресс по луговодству. Доклады по секции «Химизация сенокосов и пастбищ», ч. I. — Работнов Т. А. (1970). Некоторые закономерности влияния удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. Тр. МОИП, 38. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипов. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову.— Слука З. А. (1971). Малый практикум по ботанике. Сфагновые мхи. — Bommer D. (1964). Zur Frage von Stickstoffdüngung und Schnitthäufigkeit auf der Wiese. Landw. Forschung, 17, 4. — Bradhaw A. D. (1969). An ecologist's viewpoint. In: I. H. Rorison (Ed.). Ecological aspects of the mineral nutrition of plants. — Ellenberg H. (1952). Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. II. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. — Ellenberg H. (1963). Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. — Ellenberg H. (1974). Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scirpta geobotanica. IX. — Finckh B. (1960). Umbruchlose Verbesserung ertragsarmer Streuwiesen. Bauer. landw. Jahrb. 37, 1. — Klapp E. (1965). Grünlandvegetation und Standort.

Московский государственный университет.

Получено 9 VI 1975.

УДК 58.036+58.035] 581.13 : 547.979.8 : [582.475.2+582.475.2

Л. М. Лукьянова

ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ РЕАКЦИЙ ВИОЛАКСАНТИНОВОГО ЦИКЛА В ХВОЕ ЕЛИ (*PICEA OBOVATA* LEDEB.) И ПИХТЫ (*ABIES SIBIRICA* LEDEB.) ПРИ РАЗНОМ ОСВЕЩЕНИИ

L. M. LUKYANOVA. TEMPERATURE DEPENDENCE OF VIOLAXANTHINE CYCLE REACTIONS IN NEEDLES OF SPRUCE (*PICEA OBOVATA* LEDEB.) AND FIR (*ABIES SIBIRICA* LEDEB.) UNDER DIFFERENT ILLUMINATION CONDITIONS

Исследована температурная зависимость реакций виолаксантинового цикла в хвое ели и пихты при различных интенсивностях света после предподготовки к опыту при пониженной температуре. Подтверждено существование работы виолаксантинового цикла в зеленых растениях при подпороговых интенсивностях света. Показано наличие на свету обратной реакции виолаксантинового цикла, зависящей от температуры. Выявлено последействие пониженной температуры в период предподготовки на характер изменений содержания пигментов виолаксантинового цикла.

Различные биохимические и физиологические реакции у растений протекают в довольно узком диапазоне температур. При пониженных температурах физиологические процессы подавляются из-за снижения их скорости, при повышенных начинается разрушение структур. Отмечено удивительное единство поведения фотосинтетического аппарата растений во всех зонах земного шара, осуществляющих фотосинтез примерно в пределах от 0 до 50° с оптимумом в области 20—30°. Разнообразие методических подходов (особенно различий в интенсивности света и времени действия температуры в опытах), к сожалению, затрудняет сопоставление имеющихся данных разных исследователей.

В последнее время все больший интерес вызывают особенности осуществления в листьях зеленых растений так называемого виолаксантинового цикла превращений ксантофиллов, связанного с переносом кислорода в процессе фотосинтеза (Сапожников и др., 1967, 1972). Воздействие

температуры на взаимопревращение ксантофиллов изучалось у высокогорных растений (Геворкян, 1972) и у растений, различающихся по их отношению к температурному (Подинь, 1971) и световому (Габр, 1974) факторам. Показано, что прямая реакция цикла (дезэпоксидация виолаксантина) происходит в более широком диапазоне температур, чем обратная (эпоксидация зеаксантина).

Исследования реакций виолаксантинового цикла обычно проводились при интенсивном освещении, так как только в этом случае наблюдалось достаточно высокое и стационарное содержание зеаксантина в пластиде. Однако путем торможения процесса эпоксидации на свету удалось обнаружить скрытые до того реакции виолаксантинового цикла при относительно низкой интенсивности света (Сапожников и др., 1971, 1972). Оказалось, что скорости реакций дезэпоксидации и эпоксидации при низких интенсивностях света скомпенсированы и наблюдать их можно только, применяя ингибирующие эпоксидацию агенты. Одним из таких факторов является температура. В уже упоминавшейся работе Габра (1974) при изменении температурного режима получены данные для светолюбивого и теплолюбивого растения — гороха — о наличии процессов виолаксантинового цикла в подпороговой области света.

Мы исследовали температурную зависимость реакций виолаксантинового цикла в широком интервале освещенности у двух видов теневыносливых растений — ели *Picea obovata* Ledeb. и пихты *Abies sibirica* Ledeb. Опыты проводились в Полярно-альпийском ботаническом саду Кольского филиала АН СССР (г. Кировск) в ноябре—декабре, т. е. в период полярной ночи, когда естественная освещенность днем не превышала 1—2 тыс. лк, а температура воздуха составляла —8—10°.

В опытах Габра (1974) использовались проростки гороха, выращенного в условиях оранжереи. Предподготовка проб к опыту проводилась при комнатной температуре. В наших же опытах хвоя ели и пихты, взятая в естественных условиях, помещалась для предподготовки в холодильник в темноту при 0—2° на 2 часа. Затем хвою переносили на специальную установку, где в течение 10 мин. оставляли в темноте для достижения заданной в опыте температуры, после чего при той же температуре освещали в течение 20 мин. Контролем служили пробы, остававшиеся при заданной температуре в темноте 20 мин. Температурные кривые получены в диапазоне 5—35° при трех интенсивностях света, соответствующих подпороговому (3 тыс. лк), надпороговому (10 тыс. лк) и насыщающему (35 тыс. лк) участкам световой кривой реакций виолаксантинового цикла у этих растений (Лукьянова, Марковская, 1974). Содержание ксантофиллов определялось при помощи метода хроматографии в тонком слое (Корнюшенко, Сапожников, 1969).

В первой серии опытов изучалось действие температуры на превращения ксантофиллов при подпороговой интенсивности света.

Из рис. 1 видно, что кривые температурной зависимости изменений содержания зеаксантина (*2*) и антераксантина (*3*) имеют двухвершинный характер. В изученном диапазоне температур содержание зеаксантина остается близким к темновому уровню в хвое ели (рис. 1, *а*) в интервале 15—25°, а в хвое пихты (рис. 1, *б*) интервал более узкий — 15—20°. Первый максимум содержания зеаксантина у обоих растений находится при 10, второй при 35°, причем у ели второй максимум выше, чем первый, а у пихты они примерно одинаковы. Кривые изменения содержания антераксантина также имеют двухвершинный характер, но с противоположным зеаксантину направлением. Первый минимум содержания антераксантина у обоих видов растений совпадает с максимумом содержания зеаксантина (при 10°), второй при 30—35 у ели и при 25° у пихты; дальнейшее повышение температуры не изменяет содержания этого пигмента у ели. Содержание виолаксантина (кривая *1*) в хвое обоих видов колебалось в незначительных пределах, то увеличиваясь по сравнению с темновыми пробами, то уменьшаясь; по-видимому, виолаксантиновый цикл осуществлялся до промежуточного продукта — антераксантина.

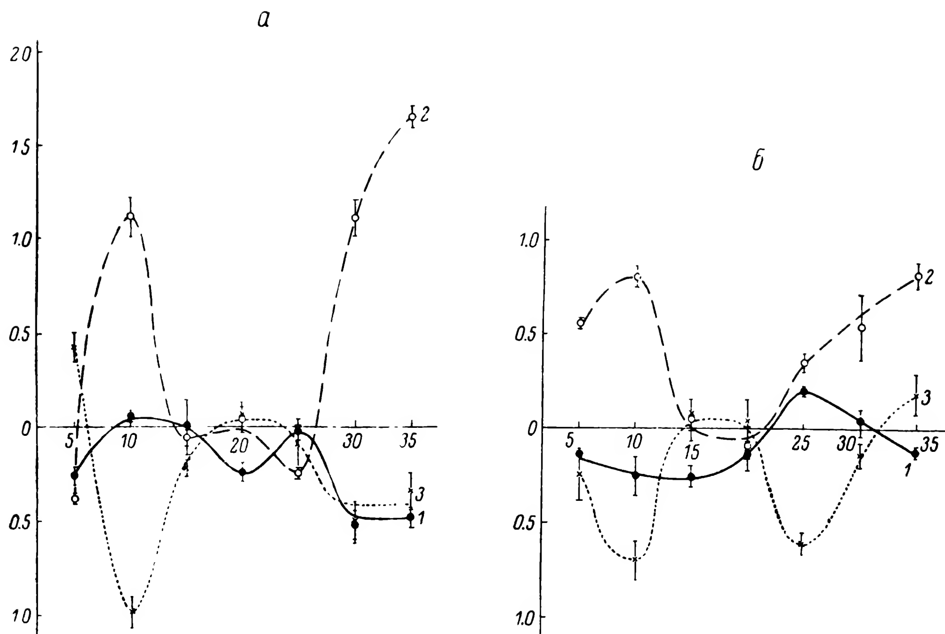


Рис. 1. Температурные кривые изменений содержания ксантофиллов в хвое при подпороговой интенсивности света

а — *Picea obovata* Ledeb., *б* — *Abies sibirica* Ledeb.; *1* — виолаксантин, *2* — зеаксантин, *3* — антераксантин; *по оси ординат* — изменение содержания ксантофиллов, в мкг на 100 мкг хлорофиллов (разность между световыми и темновыми пробами), *по оси абсцисс* — температура, °С.

Реакции виолаксантинового цикла при подпороговой интенсивности света не обнаруживаются в зоне 15—25°. Эта зона является компенсационной, где скорости прямой и обратной реакций виолаксантинового цикла равны, а при температурах ниже и выше зоны компенсации скорости реакций становятся различными, причем преобладает прямая реакция виолаксантинового цикла, приводящая к накоплению зеаксантина.

Во второй серии опытов исследовалось действие температуры на реакции виолаксантинового цикла при надпороговой интенсивности света.

На рис. 2 видно, что кривые изменений содержания ксантофиллов несколько выпрямляются. У ели (рис. 2, *а*) первый максимум содержания зеаксантина (и соответственно минимум содержания антераксантина) при 10° становится меньше, область компенсации становится более узкой (кривые *2* и *3*), изменение содержания виолаксантина имеет порог при 20° (кривая *1*). При повышении температуры до 30—35° сохраняется второй максимум у зеаксантина, а минимум содержания антераксантина сдвинут на 35°. В хвое пихты (рис. 2, *б*) при надпороговой интенсивности света зона компенсации у зеаксантина и антераксантина сдвинута в интервал 10—15°. Начиная с 20° и происходит постепенное увеличение содержания зеаксантина, сопровождаемое равным по размаху уменьшением содержания антераксантина при относительном постоянстве содержания виолаксантина. В области низких температур (ниже 20°) колебания содержания виолаксантина вокруг темнового уровня у пихты довольно значительны, а у ели его содержание снижается по сравнению с темновым уровнем при повышении температуры.

В третьей серии опытов температурная зависимость реакций виолаксантинового цикла изучалась при насыщающей интенсивности света.

Зона компенсации у ели (рис. 3, *а*) и особенно у пихты (рис. 3, *b*) практически отсутствует, а некоторое повышение количества зеаксантина (кривая *2*) наблюдается при понижении и повышении температуры (до 5 и 35°).

Условия предподготовки в наших опытах (пониженная температура) определили отличие температурных кривых реакций виолаксантинового

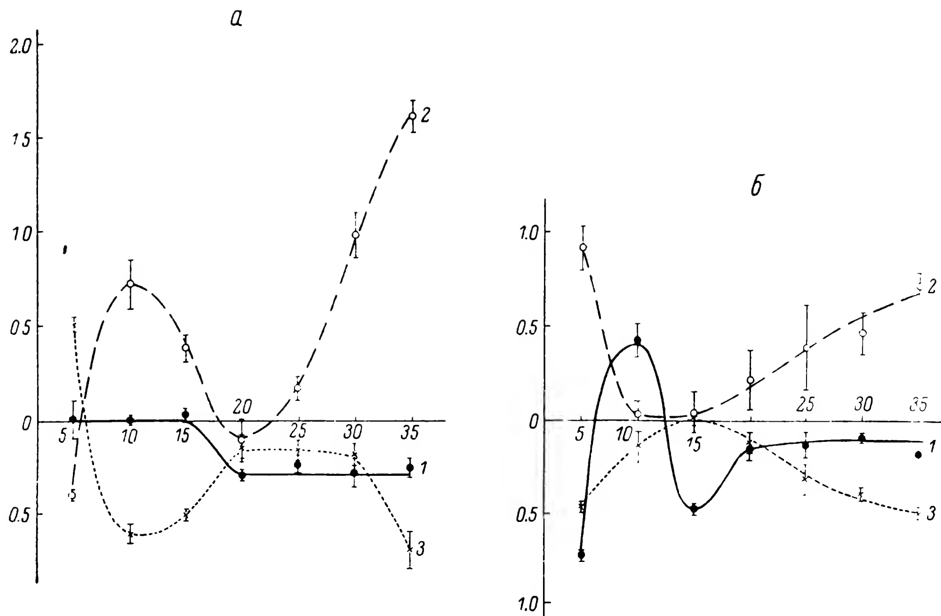


Рис. 2. Температурные кривые изменений содержания ксантофиллов в хвое при надпороговой интенсивности света.

а — *Picea obovata* Ledeb., *б* — *Abies sibirica* Ledeb.; *1* — виолаксантин, *2* — зеаксантин, *3* — антераксантин; *по оси ординат* — изменение содержания ксантофиллов, в мкг на 100 мкг хлорофиллов (разность между световыми и темновыми пробами), *по оси абсцисс* — температура, °С.

цикла, полученных нами, по сравнению с кривыми Габра (1974). В первую очередь это касается характера изменений содержания виолаксантина. Как известно, низкая температура тормозит реакцию эпоксидации зеаксантина. По-видимому, последействие такого торможения вызвало незначительные колебания содержания виолаксантина при изменении температуры в условиях низкой освещенности и заметное понижение его содержания в хвое ели лишь в области повышенных температур (рис. 1, *а*). Заторможенность процесса эпоксидации проявилась, видимо, и в том, что максимальным количествам зеаксантина при 10 и 30—35° соответствует минимальное количество промежуточного продукта эпоксидации зеаксантина — антераксантина.

При надпороговой интенсивности света в хвое ели уровень содержания виолаксантина равен исходному темновому при пониженных температурах и после некоторого понижения его содержания при 20° вновь устанавливается на постоянном уровне. В хвое пихты при 5—15° происходят довольно значительные колебания содержания виолаксантина вокруг темнового уровня, а с 20° и выше изменений нет. Взаимопревращения отмечены между зеаксантином и антераксантином.

Даже при интенсивности света, насыщающей реакции виолаксантинового цикла, температурная кривая изменений содержания виолаксантина продолжает испытывать влияние предшествующей опыту низкой температуры: в хвое ели изменения начинаются только при 15°, а в хвое пихты при всех испытанных температурах сохраняется почти постоянный уровень содержания виолаксантина, примерно на 0.4—0.5 мкг ниже, чем исходный темновой.

На основании изложенных экспериментальных данных можно сделать следующие заключения: подтверждено существование работы виолаксантинового цикла в зеленых растениях при подпороговых интенсивностях света и показано наличие на свету обратной реакции виолаксантинового цикла, зависящей от температуры. Однако характер температурных кривых изменений содержания пигментов виолаксантинового цикла, по-видимому, зависит как от условий, предшествующих опыту (в частности

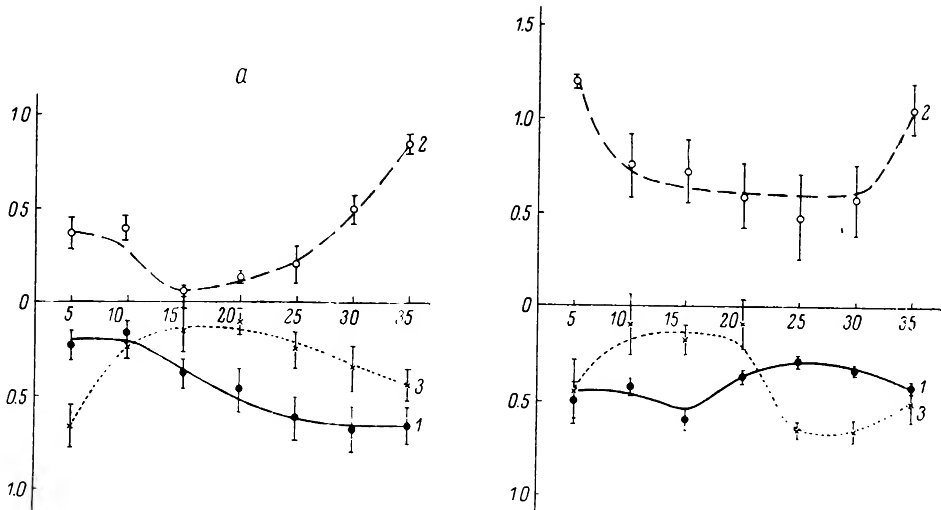


Рис. 3. Температурные кривые изменений содержания ксантофиллов в хвое при насыщающей интенсивности света.

а — *Picea obovata* Ledeb., *б* — *Abies sibirica* Ledeb.; *1* — виолаксантин; *2* — зеаксантин, *3* — антераксантин; *По оси ординат* — изменение содержания ксантофиллов, в мкг на 100 мкг хлорофиллов (разность между световыми и темновыми пробами), *по оси абсцисс* — температура °С.

от температуры в период предподготовки), так и от физиологического состояния растений и их систематической принадлежности.

Автор выражает глубокую признательность Д. И. Сапожникову и Т. Г. Масловой за внимание к работе и ценные советы при написании данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Габр М. М. А. (1974). Действие некоторых физиологических факторов на реакции виолаксантинового цикла. Автореф. канд. дисс., Л. — Геворкян А. Г. (1972). Взаимопревращения ксантофиллов в листьях высокогорных растений в зависимости от светового и температурного факторов. Автореф. канд. дисс. Ереван. — Корнюшенко Г. А., Д. И. Сапожников. (1969). Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л. — Лукьянова Л. М., Е. Ф. Марковская. (1974). К вопросу об отношении растений Севера к условиям освещения. Тез. докл. науч. конф. биологов Карелии. Петрозаводск. — Подинь В. С. (1971). Исследование температурной зависимости реакций виолаксантинового цикла. Автореф. канд. дисс., Л. — Сапожников Д. И., М. И. Зеленский, Т. Г. Маслова, О. Д. Быков, В. С. Подинь. (1972). О связи между изменением содержания ксантофиллов и выделением кислорода при фотосинтезе хлореллы. ДАН СССР, 203, 4. — Сапожников Д. И., В. М. Кутюрин, Т. Г. Маслова, М. В. Улубекова, Н. М. Назаров, И. Ю. Артамкина, К. Г. Семенюк. (1967). О кислородном обмене ксантофиллов в связи с их ролью в процессе фотосинтеза растений. ДАН СССР, 175, 5. — Сапожников Д. И., И. А. Попова, Е. Ф. Рыжова. (1971). К вопросу о существовании светового порога реакции дезэпоксидации виолаксантина. Препринт. БИН. Л. — Сапожников Д. И., И. А. Попова, Е. Ф. Рыжова. (1972). Действие салицилальдоксима на световую зависимость реакций виолаксантинового цикла. ДАН СССР, 207, 6.

Кольский филиал АН СССР,
Полярно-альпийский ботанический сад-институт,
г. Кировск.

Получено 19 VI 1975.

УДК 581.84+581.1] 582.734

А. А. Ашуров, Ю. И. Молотковский

НЕКОТОРЫЕ АНАТОМИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *COTONEASTER NUMMULARIUS* FISCH. ET MEY. (*ROSACEAE*)

A. A. ASHUROV, YU. I. MOLOTKOVSKY. SOME ANATOMICAL AND PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF *COTONEASTER NUMMULARIUS* FISCH. ET MEY. (*ROSACEAE*)

Изучены строение листа и однолетние побеги, а также водный режим кизильника *Cotoneaster nummularius*.

Показано, что феллоген закладывается в эпидерме в начале июля. Колленхима состоит из 4—5 слоев клеток, паренхима первичной коры 7—12-слойная. Древесина побега характеризуется обилием сосудов, лучевой и тяжевой паренхимы, толстостенностью волокнистых трахеид и волокон либриформа. Мезофилл состоит из 2—3 слоев палисадной и 8—10 слоев губчатой паренхимы. Устьица многочисленные и встречаются только на нижней поверхности листа. На протяжении большей части дня интенсивность транспирации изменяется в пределах 200—500 мг/г сыр. веса в час. В начале вегетации обводненность листьев самая высокая — 75—80, в конце вегетации — 45—50%.

Как известно, морфолого-анатомическое строение листа и побега в значительной степени отражает приспособленность растений к условиям внешней среды. Одним из факторов, влияющих на формирование анатомической структуры листа и побега, является наличие и доступность воды в почве, поэтому сведения о строении этих органов, а также данные по водному режиму делают экологическую характеристику растений более полной.

На Варзобской горной ботанической станции Института ботаники АН Таджикской ССР под руководством В. И. Запрягаевой проводятся отбор и испытание в культуре ряда диких плодовых растений в качестве подвоев при создании лесосадов.[1] При создании лесосадов в качестве подвоев могут быть использованы и не плодовые, как например *Cotoneaster hissaricus* Pojark.; на таком подвое с успехом могут плодоносить и развиваться привитые к нему яблоня, груша и айва (Запрягаева, 1944, 1964; Ашуров, Шевелев, 1971).

Одной из причин отсутствия совместимости между подвоем и привоем являются их анатомические и физиологические различия (Mendel, 1936; Chang, 1938; Komarofski, 1947; Herrero, 1951; Каймакан, 1958, 1959; Коровин, 1961; Корешева, 1963, и др.). Учитывая это, мы предприняли детальные исследования структуры однолетних побегов и их листьев, а также изучили водный режим *C. nummularius* — вида, близкородственного *C. hissaricus*.

Изучались листья 5-го узла и участки однолетних побегов между 5-м и 6-м узлами. Пробы брали в конце июня. Материал фиксировали в 75° спирте с добавлением небольшого количества глицерина. Рисунки изготовляли с помощью рисовального аппарата РА-4 и микроскопа МБИ-3.

Интенсивность транспирации (мг/г сыр. веса в час) учитывалась на одних и тех же кустах каждый час с 8 до 20 часов 2—3 раза в месяц методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950). Повторность определений двух-трехкратная. Обводненность листьев (в %) определялась путем высушивания проб сырых листьев при 105° до абсолютно сухого веса.

C. nummularius — листопадный кустарник до 1.5 м высоты. Он повсеместно встречается на южном склоне Гиссарского и Каратегинского хребтов, распространен в Дарвазском хребте и его юго-западных отрогах на высоте 1800—2800 (3000) м над ур. м. Является компонентом петрофильных кара-арчовников, реже крупнотравных полусаванн и шибляка. Его насаждения всегда приурочены к склонам северных экспозиций

[1] Под лесосадом мы понимаем сады, созданные на базе природного леса путем облагораживания (прививок), составляющих эти леса диких плодовых пород.

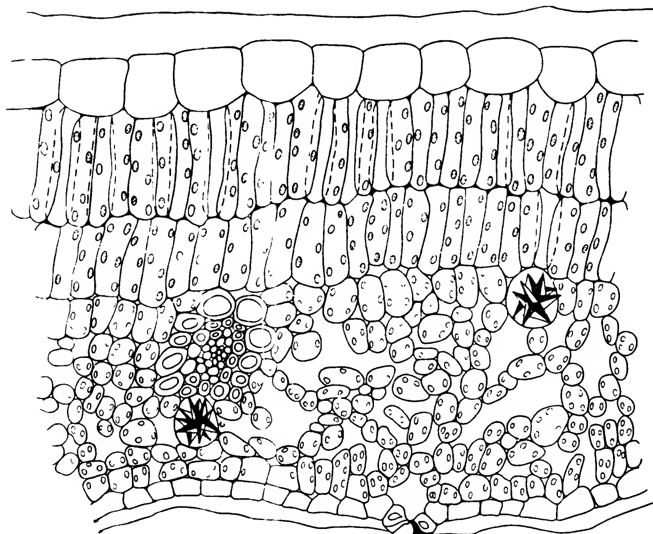


Рис. 1. Часть поперечного среза листа *Cotoneaster nummularius*.

с довольно сильно смытыми коричневыми почвами; чаще встречается на щебнистых и каменистых склонах.

Дорзивентральный лист кизильника имеет (рис. 1) толщину 190—200 мкм. Клетки однослойной эпидермы с более или менее утолщенными выпуклыми наружными стенками, покрытыми толстой кутикулой. Клетки верхней эпидермы значительно крупнее клеток нижней эпидермы. Число эпидермальных клеток на верхней стороне листа около 2000 на 1 мм^2, на нижней — около 3800. Околоустьичные клетки ранункулоидного типа. Устьица встречаются только на нижней стороне листа, часто окружены 5—7 клетками, расположенными на одном уровне с клетками эпидермы. Число устьиц колеблется от 270 до 370 на 1 мм^2. Длина замыкающих клеток устьиц 25—30 мкм. Мезофилл состоит из 10—12 слоев клеток губчатой и палисадной ткани. Губчатая ткань представлена 8—10 слоями клеток с межклетниками различной величины. Палисадная ткань состоит из 2—3 слоев клеток. Длина клеток первого слоя 35—40, ширина 7—8 мкм, у второго слоя соответственно — 25—30 и 7—8 мкм. Некоторые клетки мезофилла содержат кристаллы оксалата кальция. Проводящие ткани листа образуют систему проводящих пучков или жилок. Последние в листе плотно окружены примыкающими к ним клетками мезофилла. На долю флоэмы и ксилемы в пучке приходится незначительная часть его объема. Несколько больший объем в них занимают лубяные волокна. Каждый проводящий пучок на поперечном срезе окружен 10—25 клетками однослойной обкладки. Средний диаметр сосудов пучка 7 мкм. В клетках ассимиляционной ткани по сравнению с клетками обкладки содержится большое количество хлоропластов.

Молодые побеги густовойлочноопушенные, однолетние — голые, темно-коричневые или вишневые. Однолетние побеги покрыты утолщенной блестящей кутикулой. Эпидерма состоит из толстостенных таблитчатых клеток (рис. 2). Феллоген закладывается в начале июля. Феллодерма и феллема к этому времени еще не образуются. Механическая ткань состоит из 4—5 слоев пластинчатой колленхимы и первичных лубяных волокон, собранных группами. Клетки колленхимы вытянуты в тангентальном направлении, содержат хлоропласты. Паренхима первичной коры 7—12-слойная; внутренний слой ее граничит с крахмалоносным влагалищем. Первичные лубяные волокна с одревесневшими утолщенными оболочками. Группы, включающие до 90 клеток, разделены тонкостенной перенхимой. В состав вторичной флоэмы входят ситовидные трубки, клетки-спутники и паренхима. Клетки паренхимы во флоэме наиболее крупные на поперечном срезе, содержат крахмальные зерна. Камбиальная зона 4—5-слойная.

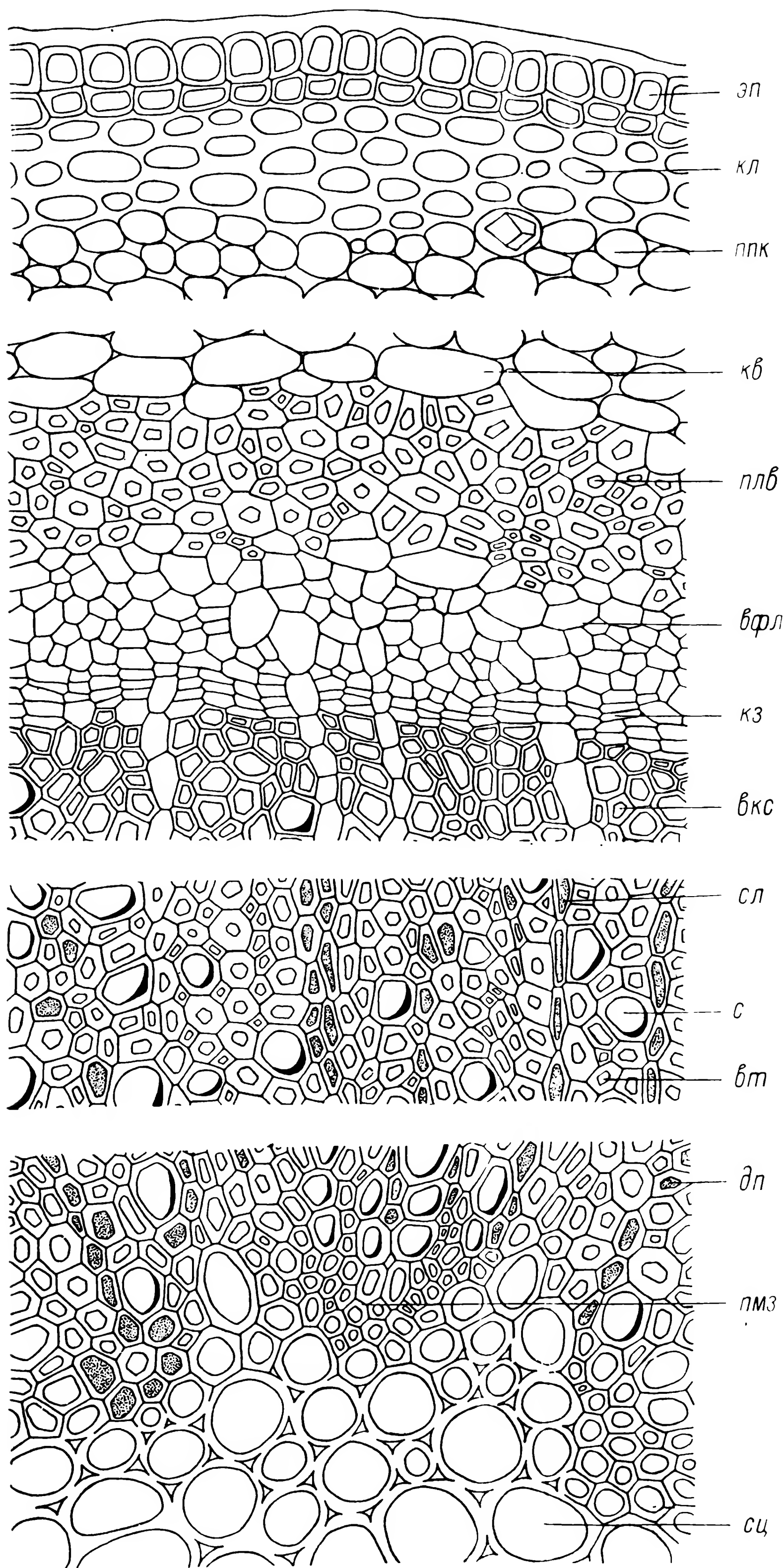


Рис. 2. Часть поперечного среза однолетнего побега *Cotoneaster nummularius*.

эп — эпидерма, *кл* — колленхима, *ппк* — паренхима первичной коры, *кв* — крахмалоносное влагалище, *плв* — первичные лубяные волокна, *вфл* — вторичная флоэма, *кз* — камбиальная зона, *вкс* — вторичная ксилема, *сл* — сердцевинные лучи, *с* — сосуды, *вт* — волокнистые трахеиды, *дп* — древесинная паренхима, *пмз* — перимедуллярная зона, *сц* — сердцевина.

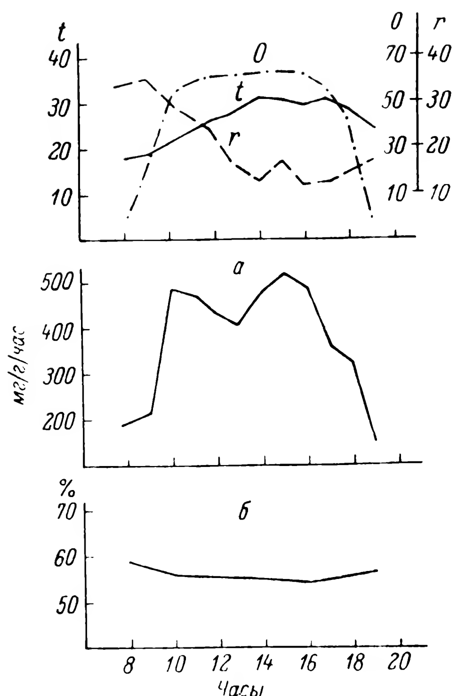


Рис. 3. Дневные изменения интенсивности транспирации, мг/г/час (*а*) и обводненности листьев, % (*б*) *Cotoneaster nummularius* в зависимости от условий среды (10 июля 1973 г.).

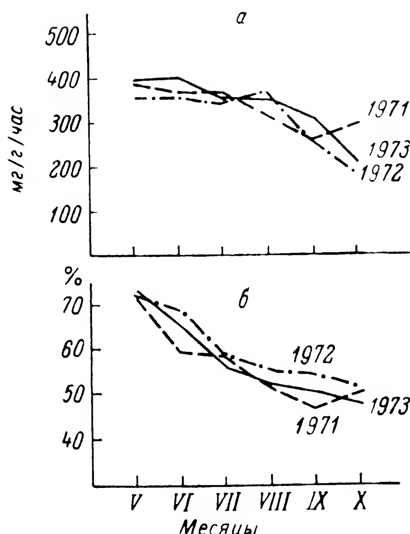
t — температура воздуха, °С; *r* — относительная влажность воздуха, в процентах; *о* — освещенность, тыс. лк; *по оси абсцисс* — часы суток.

Древесина на поперечном срезе имеет толщину 220—240 мкм. Она состоит из сосудов, волокнистых трахеид, волокон либриформа, лучевой и тяжевой паренхимы. Сосуды имеют округлую или несколько угловатую полость с радиальным диаметром 15—20 и тангентальным 10—15 мкм, большей частью одиночные, реже собраны в группы по 2—3, равномерно расположены в толще древесины; число их от 500 до 800 на 1 мм^2. Основную часть древесины побегов составляют волокнистые трахеиды и волокна либриформа, имеющие утолщенные, одревесневшие оболочки. Толщина оболочек около 5, диаметр полости до 4 мкм. Древесинная паренхима диффузная, клетки ее образуют небольшие тяжи вдоль оси побега. Высота клеток 80—85, ширина 10—12 мкм, количество клеток около 250 на 1 мм^2. Сердцевинные лучи гетерогенные, однорядные, реже двух-трехрядные. Узкие однорядные лучи на тангентальном срезе имеют линейную форму, двух-трехрядные — веретеновидную. По высоте луча насчитывается от 5 до 60 и более клеток. На радиальном срезе клетки луча прямоугольные, по периферии стоячие, высотой 20—25 мкм, в центре лежачие, длиной 10—15 мкм; встречаются и квадратные. Количество лучей около 40 на 1 мм. Сердцевина гетерогенная; клетки ее с небольшими межклетниками, толстостенными, слегка одревесневшими оболочками, в которых обнаруживаются многочисленные простые поры. Перимедуллярная зона сердцевины состоит из округлых толстостенных клеток.

Однолетние побеги *C. nummularius* и ранее изученного нами (Ашуров, 1966) *C. hissaricus* имеют некоторые различия. Так, кизильник гиссарский характеризуется крупноклеточностью эпидермы, более ранним заложением феллогена в эпидерме, многослойной крупноклетной коровой паренхимой, обилием тяжевой и лучевой паренхимы, наличием как первичных, так и вторичных лубяных волокон, более толстым кольцом ксилемы и т. д. В целом структура однолетних побегов кизильника гиссарского характеризуется преобладанием признаков, присущих растениям, обитающим в условиях достаточного увлажнения.

Одним из важнейших показателей экологических особенностей кизильника монетного является его водный режим, изучение которого проводилось в 1971—1973 гг. На протяжении большей части дня интенсивность транспирации изменяется в зависимости от условий среды в пределах 200—500 мг на 1 г сыр. веса в час (рис. 3). Максимальные значения интенсивности транспирации за время вегетации редко превышали 600 мг/г сыр. веса в час, а средние за день величины изменялись от 220 до 415 мг/г сыр. веса в час. Дневной максимум интенсивности транспирации обычно приходится на 15—16 час.; иногда отмечаются 2—3 максимума. На протяжении всей вегетации отмечена значительная сопряженность дневного хода интенсивности транспирации с изменениями температуры воздуха и освещенности (рис. 3).

Рис. 4. Сезонные изменения интенсивности транспирации (*а*) и обводненности листьев(*б*) *Cotoneaster nummularius*.



Сезонные изменения интенсивности транспирации в течение вегетационных периодов 1971—1973 гг. представлены на рис. 4. В начале мая, вскоре после освобождения земли от снежного покрова, молодые, только что распустившиеся листья интенсивно испаряют влагу и быстро увеличиваются в размерах. Запас доступной влаги в почве в это время достаточно высок, и величины интенсивности транспирации определяются в основном изменениями температуры воздуха. В дальнейшем, несмотря на повышенную интенсивность транспирации в отдельные дни июня и июля, под влиянием нарастающей атмосферной и почвенной засухи происходит постепенное снижение скорости расхода и общего содержания воды в листьях и стеблях растения. Уменьшение интенсивности транспирации в засушливое время года является, по-видимому, приспособительной реакцией, обеспечивающей более экономное расходование влаги.

Четкая зависимость сезонного хода интенсивности транспирации кизильника монетного от изменений температуры воздуха и освещенности при выраженной летней засухе в районе исследования не наблюдается. Прямая зависимость между ними прослеживается лишь в начале вегетации, когда влаги в почве достаточно и факторами, лимитирующими интенсивность транспирации, являются температура и освещенность.

В течение всего засушливого периода интенсивность транспирации и водный баланс в целом у *C. nummularius* регулируются за счет подачи воды корневой системой. Корневая система распространяется до глубины 120—150 см, вместе с тем имеется большое количество поверхностных корней, которые занимают объем, во много раз превышающий объем надземных частей; тем самым обеспечивается более или менее нормальное водоснабжение. Можно полагать, что у *C. nummularius* приспособление к высокой летней температуре и дефициту влаги в почве шло и путем выработки такой структуры листа, которая способствует нормальному поступлению воды в растение и предотвращает перегрев тканей благодаря резкому увеличению интенсивности транспирации.

Структурными приспособлениями листа у кизильника монетного к засушливым условиям являются: хорошо развитая система межклетников, мощная кутикула, многослойность и мелкоклеточность, мезофилла, мощные проводящие пучки, толстостенность клеток, обилие устьиц и расположение их на нижней поверхности листа, опушенность листьев и т. д.

По скорости расхода воды кизильник монетный близок к кизильнику гиссарскому, водный режим которого мы изучали в 1973 г. на северном склоне ущелья Кондара на высоте 1100 м над ур. м. По нашим данным, интенсивность транспирации кизильника гиссарского составляет от 182 до 427 мг/г сыр. веса в час; эта величина лежит в пределах амплитуды изменчивости средних за день значений интенсивности транспирации кизильника монетного. Максимальная найденная нами величина интенсивности транспирации у кизильника гиссарского (570 мг/г сыр. веса в час) также не превышает таковой у кизильника монетного. Однако интенсивность транспирации в течение дня и в период всей вегетации у кизильника гиссарского подвержена большим колебаниям и расход воды на транспирацию в наиболее засушливый период (июль—август) у него несколько выше, чем у кизильника монетного.

Изучение изменений обводненности листьев кизильника монетного позволило выявить зависимость содержания в них воды от условий испарения. В начале периода вегетации обводненность листьев самая высокая — 75—80% (рис. 4), затем в связи с иссушением почвы, расходом воды на транспирацию и старением листьев содержание воды в них снижается, достигая наименьших значений (45—50%) в конце вегетации.

Подобная зависимость сезонных изменений обводненности листьев отмечена и у кизильника гиссарского. Однако в течение дня обводненность листьев кизильника монетного изменяется незначительно. Утром и вечером обводненность тканей листа лишь на несколько процентов выше, чем в дневные часы (рис. 3).

Таким образом, водный режим кизильника монетного характеризуется преобладанием показателей, присущих растениям засушливых местообитаний (невысокие величины интенсивности транспирации, относительно слабые изменения обводненности тканей при летней засухе и др.). Все это связано с выработкой соответствующей структуры листа и однолетних побегов. Выявленные признаки строения листа (многослойный мезофилл, наличие палисадной ткани на верхней стороне листа, большое количество межклетников, относительно толстая листовая пластинка, обилие небольших устьиц, хорошо развитые проводящие пучки, толстостенность клеток и т. д.) неразрывно связаны со структурой проводящей системы побега. Последняя характеризуется небольшими размерами сосудов и их обилием, обилием лучевой и тяжевой паренхимы, мелкоклетностью тканей и толстостенностью клеток, составляющих эти ткани.

Кизильник монетный как засухоустойчивое растение наряду с кизильником гиссарским, по-видимому, может быть использован в качестве подвоя при создании лесосадов из яблони, груши и айвы. Подтверждением этого служит сходство в строении однолетних побегов кизильника монетного и некоторых засухоустойчивых сортов названных пород.

ЛИТЕРАТУРА

Ашуров А. А. (1966). Анатомические исследования однолетних побегов некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 1 (22). — Ашуров А. А., Г. Н. Шевелев. (1971). Плодовые и их использование в садоводстве и озеленении. Тр. Инст. бот. АН ТаджССР, 22. — Запрягаева В. И. (1944). Опыт использования иргая как подвоя для культурных плодовых. Изв. АН ТаджССР, 7. — Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. — Иванов Л. А., А. А. Силина, Ю. Л. Цельникер. (1950). О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. ж., 35, 2. — Каймакан И. В. (1958). Причины гибели некоторых сортов груши, привитых на айве. Садовод., виноград. и виноделие Молд., 6. — Каймакан И. В. (1959). О диагностике срастания айвы с грушей при прививках. Тр. объед. науч. сессии, 1. — Корешева Р. Н. (1963). Анатомический анализ срастаний при прививках черешни на некоторые виды косточковых пород. Бот. ж., 48, 6. — Коровин В. А. (1961). Потеря морозоустойчивости деревьев яблони при несовместимости привоя и подвоя. Физиол. раст., 8, 4. — Chang W. T. (1938). Studies in incompatibility between stock and scion with special reference to certain deciduous fruit trees. J. Pomologya. Horticult. Sci., 15, 4. — Herrero J. (1951). Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees. J. Horticult. Sci., 26, 3. — Komarofski B. (1947). The wood anatomy of certain apple stock and scion varieties and correlative structural changes in the trunk induced by budding. Palestine J. bot. a. horticult. sci., Rehovot ser., 6, 1—2. — Mendel K. (1936). The anatomy and histology of the bud union in *Citrus*. Palestine J. bot. a. horticult. sci., Rehovot ser., 1, 2.

Институт ботаники АН Таджикской ССР,
г. Душанбе.

Получено 19 V 1975.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 727.65 (47+57)

И. Т. Васильченко, Л. И. Васильева. Гербарии Советского Союза. Справочник. Изд. «Наука». Л., 1975. 60 с. Тираж 5500. Цена 27 коп. АН СССР. Ботанический институт им. В. Л. Комарова.

S. YU. LIPSCHITZ. *I. T. VASSILCZENKO* ET *L. I. VASSILJEVA*. HERBARIA UNIONIS RERUMPUBLICARUM SOVIETICARUM SOCIALISTICARUM. (VADEMECUM HERBARIORUM U. R. S. S.), 1975

Наряду с появившимся в свет в октябре 1974 г. шестым изданием книги «Index Herbariorum» [1], охватившей сведения о травохранилищах всего мира, наконец обнародован справочник о гербариях Советского Союза. Этот справочник значительно дополняет и расширяет информационные материалы о наших гербариях, помещенные в упомянутой зарубежной сводке. Рецензируемая книга включает данные о 68 гербариях СССР. (Количество подсчитано мной, так как составители не привели эту цифру в Предисловии). Справочник составлен на основе ответов, полученных на специально разосланные анкеты. Книга включает следующие сведения о гербариях Союза: название (на русском и латинском языках), адрес, история организации, изложение структуры и перечисление наличного научного персонала (с упоминанием при фамилиях сотрудников тех групп растений, которыми они специально занимаются), указание общего числа гербарных листов, основные (главнейшие) коллекции и коллекторы (имеются данные и о специальных коллекциях); сведения о наличии типового (оригинального) материала, перечисление изданий гербария и литературы о нем. Справки о гербариях даны по городам СССР, в которых они расположены. Города приводятся в книге в порядке алфавита.

Само собой разумеется, что ответы на разосланные анкеты отличались неодинаковой полнотой и подробностями, что вызвало большие трудности при их обработке и унификации. Не желая терять часть ценной информации о гербариях, содержащейся в полученных ответах на запросы, составители справочника сознательно пошли на сохранение некоторой неравномерности и отсутствие единообразия в изложении материала.

Не приходится доказывать, насколько необходим и полезен вышедший справочник для всех ботаников, занимающихся систематикой и флористикой не только в СССР, но и за рубежом.

Вместе с тем сводка сведений о гербариях СССР наглядно демонстрирует значительный рост ботанических учреждений нашей страны, вызванный расцветом всех разделов науки после Великой Октябрьской социалистической революции, и увеличение числа ботаников — систематиков и флористов, ныне рассеянных по всей нашей великой Родине (как известно, до революции их было очень мало и они преимущественно концентрировались в столичных и университетских городах). Одновременно ознакомление со справочником наводит на ряд мыслей. Отмечу здесь следующие.

Наличие значительного числа гербариев в пределах СССР (их, несомненно, имеется больше, чем приведено в книге, ибо некоторые из них остались не учтенными или не освещенными, например, гербарии городов Казани, Перми, Уфы и др.) «распылило» по многим городам Советского Союза оригинальный (типовой) материал, послуживший для установления таксонов. Кроме того, оказались рассеянными по всему Советскому Союзу и важные, богатые сборы растений со многих территорий, хранящиеся на местах. В связи с этим значительно затруднена монографическая работа систематиков растений и флористов. Для того чтобы изучить упомянутые выше материалы, интересующие ботаников, им необходимо совершить путешествие по гербариям всего Советского Союза, от западных до восточных и от южных до северных границ нашей страны. Это обычно невозможно осуществить, что резко отражается на полноте и качестве публикаций.

Единственный выход из этого трудного положения, как мне представляется, может быть найден лишь путем признания Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (сокращено Гербарий БИН) Центральным гербарием Советского Союза. Одновременно необходима обязательная, санкционированная авто-

[1] Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the World. Sixth Edition. Compiled by P. K. Holmgren and W. Keuken. (Regnum vegetabile, v. 92). Utrecht, 1974, VII, 397 p.

ритетным решением концентрация в Гербарии БИНа оригиналов (типов), а при невозможности ее — хотя бы надежных образцов (изотипов, топотипов или фотографий) всех описанных и описываемых советскими ботаниками новых таксонов и редкостей флоры. Речь, конечно, идет не о насильственном «оголении» других советских гербариев, а лишь об обязательной присылке упомянутых выше материалов в Гербарий БИН. В самом деле все советские систематики и флористы за редчайшим исключением в той или иной форме связаны с Гербарием БИН в своей исследовательской работе. Они проводят или завершают здесь обработку материалов. Поэтому в полноте коллекций, хранящихся в Гербарии БИН, заинтересованы решительно все ботаники СССР. Хотя большинство понимает это, но о регулярном пополнении коллекций Гербария БИН, к сожалению, думают лишь немногие. Нередко приходится наблюдать удивление по поводу отсутствия в Гербарии БИНа тех или других объектов, тогда как сами удивляющиеся, являясь авторами таксонов или обладателями их образцов, нередко не подумают о доставке последних в интересах общего дела в центральное травохранилище, куда сходятся пути всех ботаников. (Нельзя не вспомнить здесь английских ботаников, которые при наличии многочисленных гербариев в стране считают своим моральным долгом концентрировать большинство таксономических новинок в центральном гербарии Англии — в ботаническом саду Кью).

Возникает вопрос о рациональности наличия в одном городе нескольких гербариев (конечно, кроме подсобных, необходимых для справок, учебного процесса и т. п.). Мне кажется, что это лишь затрудняет работу таксономиста, вызывает лишнюю трату времени на нахождение объектов, распыление сил, а иногда и дублирование тематики. (Например, в Ереване насчитывается 7 гербариев, в Ташкенте — 3 и т. п.).

Из возможных критических замечаний по книге приведем следующие:

Наряду с указателем городов совершенно необходимо было дать указатель фамилий многочисленных сотрудников гербариев, специалистов по тем или другим группам растений, приведенных в справочнике.

Как известно, некоторые наши крупные гербарии периодически печатают результаты проведенных исследований. Точные названия этих публикаций и число их необходимо было привести в соответствующем месте. Однако они пропущены в книге. Так, например: 1) Гербарий Института ботаники АН КазССР (Алма-Ата) (см. стр. 5 справочника) издал 9 выпусков «Ботанических материалов Гербария Института ботаники АН КазССР» (в. 1, 1963 — в. 9, 1975); 2) Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) (стр. 19—21) выпускал «Ботанические материалы» (вышло 22 тома: 1, 1919 — 22, 1963), а ныне выпускает «Новости систематики высших растений» (т. 1, 1964 — т. 12, 1975, издание продолжается); 3) Гербарий Института ботаники АН УзССР (Ташкент) (ранее Узбекского филиала АН СССР, а затем Института ботаники и зоологии АН УзССР) (стр. 48) выпускает «Ботанические материалы». Всего опубликовано 19 выпусков (в. 1, 1940 — в. 19, 1974); 4) Гербарий Института ботаники АН ГрузССР (стр. 50—52) издает «Заметки по систематике и географии растений» (в. 1, 1938 — в. 31, 1975); 5) Гербарий Томского университета издает «Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова» (№ 1, 1927 — № 85, 1975).

Указания на некоторые незначительные сборы (включающие до 50 гербарных листов), входящие в состав «основных коллекций» ряда гербариев, без ущерба для дела можно было бы исключить, например, при перечислении основных коллекций Гербария Центрального республиканского ботанического сада АН УССР в Киеве (стр. 15).

С. Ю. Липшиц.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 IX 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (477.87)

С. С. Фодор. Флора Закарпаття. Львів, «Вища школа», 1974 : 207. 2600 экз., 1 р. 32 коп.

M. I. KOTOV. *S. S. FODOR*. FLORA OF TRANS-CARPATHIA. 1974

По флоре Закарпатской области со времени П. Китайбеля, первого ее исследователя в XIX в., опубликовано свыше 300 работ. Гербарии многих исследователей этой флоры (П. Китайбеля, Л. Вагнера и основной гербарий А. Маргитая) находятся в Будапештском национальном музее; они остались не использованными авторами «Флоры СССР» и «Флоры УРСР». Только небольшая дублетная часть гербария А. Маргитая (2000 листов) в 1966 г. была передана из Будапешта в Ужгородский университет, основанный в 1945 г. Сотрудниками этого университета в настоящее время собран гербарий, насчитывающий 200 000 экземпляров. Кроме ужгородских ботаников, флору Закарпатья изучали также киевские, львовские, ленинградские и московские ботаники.

С. С. Фодор 25 лет изучал природную и культурную флору Закарпатской области и собрал большие коллекции, он использовал также материалы гербариев Будапешта и Праги.

Территория Закарпатской области занимает 12.8 тыс. км² и относится к двум геоморфологическим образованиям: к южным склонам северо-восточных Карпат (80% территории) и к северо-западной части Средне-Дунайской низменности (20%).

«Флора Закарпатья» включает введение, краткие главы «Растительный покров Закарпатья» (с. 5—11), «Практическое значение флоры Закарпатья» (с. 195—201) и список литературы (с. 202—207), но большую часть ее составляет глава «Инвентарь флоры Закарпатской области» (с. 12—194) с кратким анализом флоры. В состав флоры Закарпатья (папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные) входят 134 семейства, 354 рода, 2613 видов, 303 подвида и 604 разновидности. В работу включены не только дикорастущие виды, но и культивируемые (интродуцированные растения), к которым относятся 382 вида. Для каждого вида, подвида и разновидности указаны ареотипы, место произрастания, экологические условия и обилие (1 — одиночные экземпляры, 2 — мало, 3 — немного, 4 — обильно). В примечании к некоторым редким видам указаны коллектор и местонахождение. Культурные виды приводятся в одном списке с дикорастущими. Фодор указывает в качестве новых для флоры Закарпатской области 77 видов и 94 подвида. Сам он описал 3 новых вида, 13 подвидов и большое количество форм. Но в книге не приведены не только латинские диагнозы, но и описания, поэтому судить о них нет возможности.

Из числа флористических находок, не приведенных до сих пор для Закарпатья, а иногда и для всего СССР или УССР, укажем некоторые: *Androsace chamajasme* Host. (гора Близница), *Cardamine trifolia* L. (гора Боржавская полонина), *C. graeca* L. (с. Уголька), *Barbarea verna* Aschers., *Hirschfeldia nasturtiifolia* (Poir.) Schultz, *Stenactis strigosa* (Muchlb.) Dostál, *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart, *Centaurea triumfettii* All. subsp. *axillaris* (Willd.) Dostál, *C. clavescens* Panč., *C. triniaefolia* Heuff., *C. carniolica* Host. и др.

170 видов встречаются очень редко (единичные экземпляры), поэтому их надо взять под охрану. Из них укажем *Selaginella helvetica* (L.) Link (Черная гора), *Ophioglossum vulgatum* L. (г. Полонина Ровная), *Juniperus sabina* L. (с. Уголька), *Dryas octopetala* L. (г. Близница), *Leontopodium alpinum* Cass. (горы Близница, Герешаска, Туркул), *Schoenus ferrugineus* L. (с. Большие Комяты), *Stipa pulcherrima* C. Koch (Черная гора), *Sparganium affine* Schinzl. (г. Герешаска).

Эндемы Закарпатья очень молодые. К палеоэндемам относится только *Syringa josikaea* Jacq.

Систематическое положение некоторых видов осталось неясным, например *Viola bichariensis* Simk., *Peucedanum montanum* (Schleich.) Borb. и др.

Книга выпущена на газетной бумаге, текст набран петитом и содержит большое количество условных знаков, что затрудняет пользование ею.

Недостатком работы является также некоторая путаница в номенклатуре, вызванная тем, что автор не до конца выяснил вопросы синонимики. В результате иногда один и тот же вид порой фигурирует под разными названиями и ареотипами.

М. И. Котов.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 16 VI 1975.

Vol. LXI *No. 5*

May, 1976

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

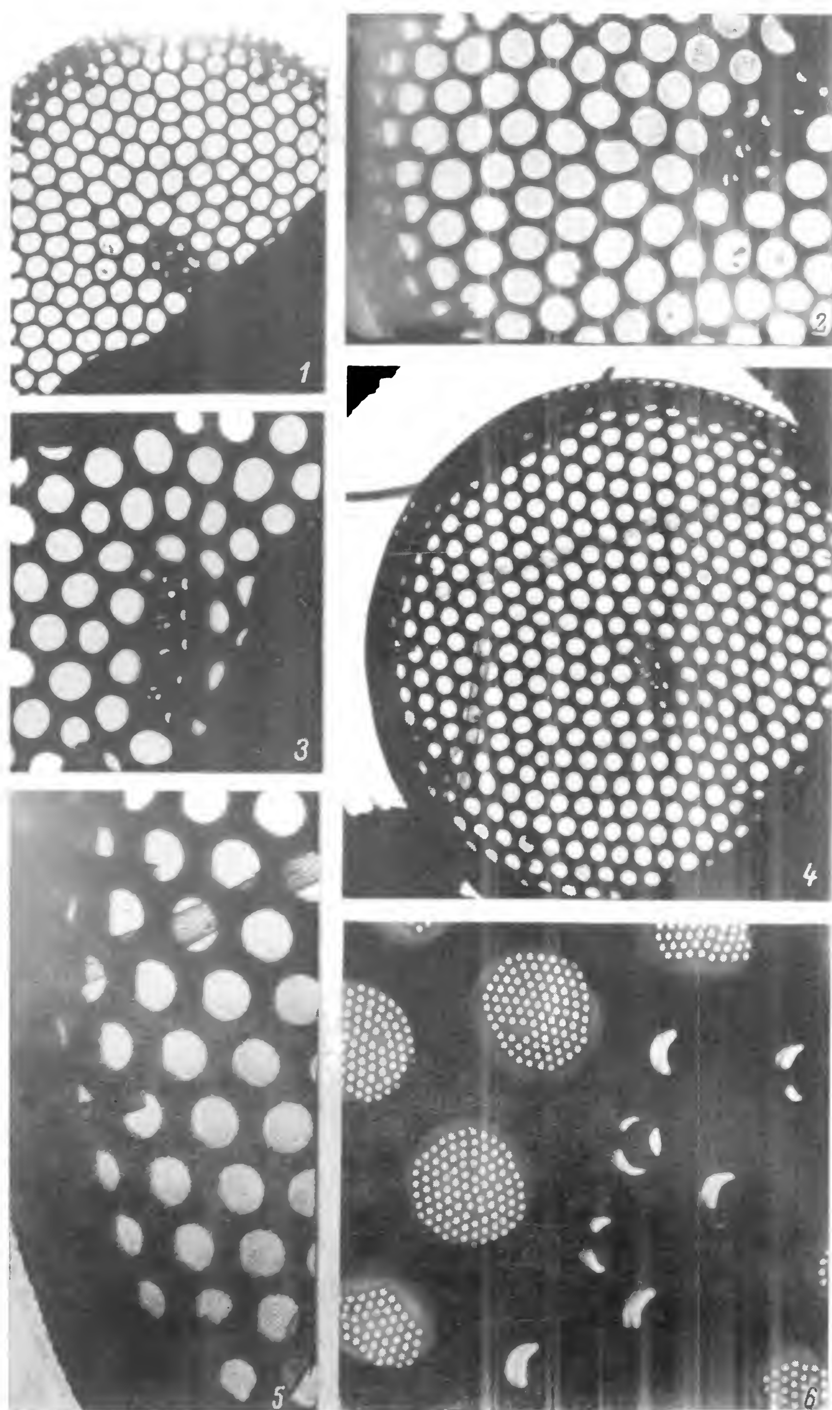


Таблица I

Thalassiosira strelnikoviae Makar.

1, 4 — створки (*1* — ×3200, *4* — ×5000); *2, 3, 6* — центральные трубковидные выросты с опорой (*2, 3* — ×5200; *6* — ×22 000); *5* — краевые трубковидные выросты с опорой (×11 000).

К стр. 6[illegible]8

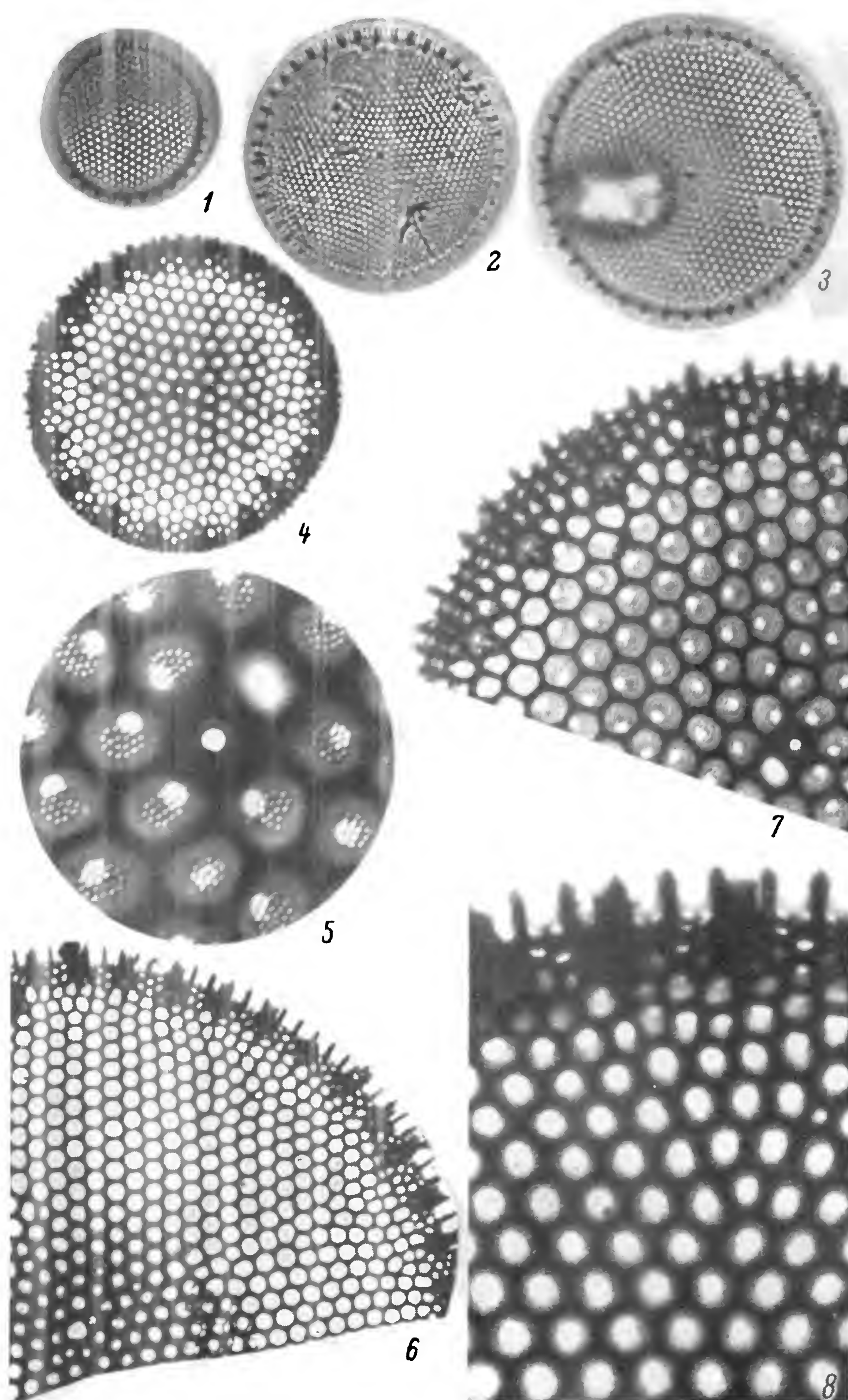


Таблица II

Thalassiosira pacifica Gran.

1—4 — створки (*1*, *2* — ×1000; *3* — ×1600; *4* — ×5000); *5* — центральный трубковидный вырост с опорой (×22 000); *6* — часть створки с краевыми трубковидными выростами с опорой и одним трубковидным выростом со щелью (×5000); *7*, *8* — структура створок (*7* — ×9700, *8* — ×11 000).

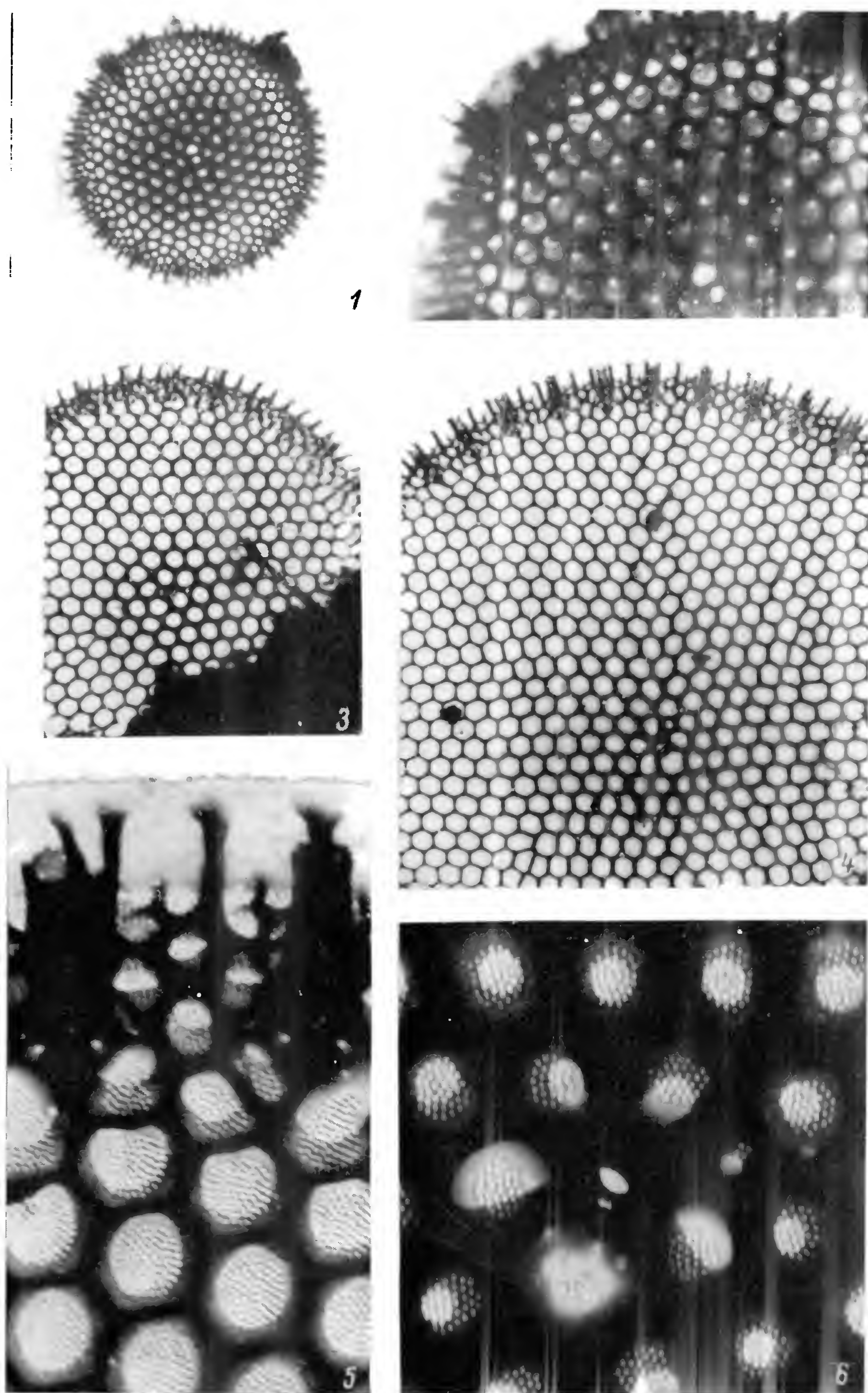


Таблица III

Thalassiosira pacifica Gran.

1 — створка (×3200); *2* — часть створки с трубковидным выростом со щелью (×7200); *3, 4* — структура створок (*3* — ×5200; *4* — ×6000); *5* — краевые трубковидные выросты с опорой (×22 000); *6* — центральный трубковидный вырост с опорой (×22 000).

К стр. 608

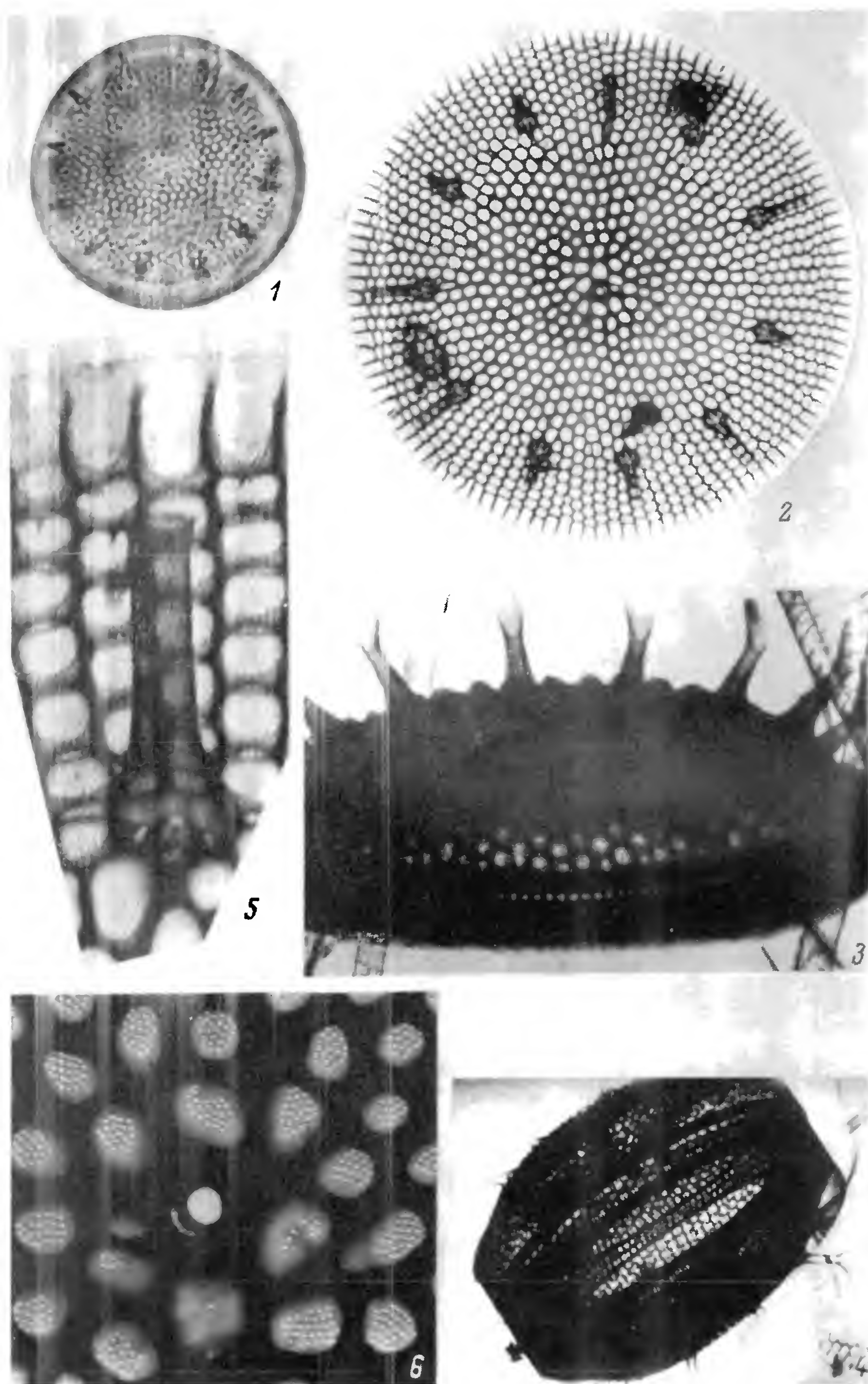


Таблица IV

Thalassiosira nordenskiöldii Cl.

1, *2* — створки (*1* — ×2000, *2* — ×5100); *3* — загиб створки (×11 000); *4* — панцирь с пояска (×3200); *5* — краевой трубковидный вырост с опорой (×22 000); *6* — центральный трубковидный вырост с опорой (×22 000).

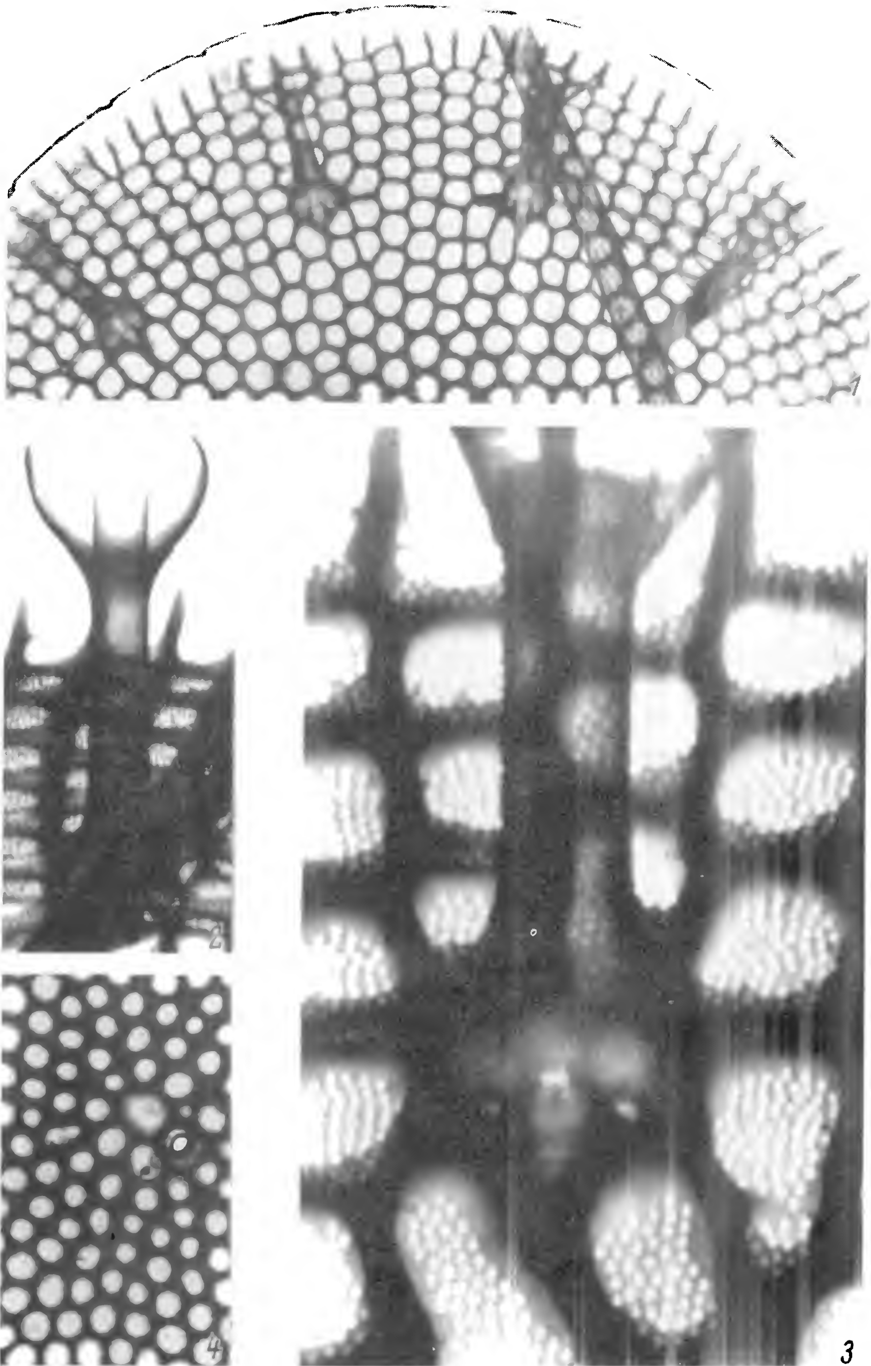
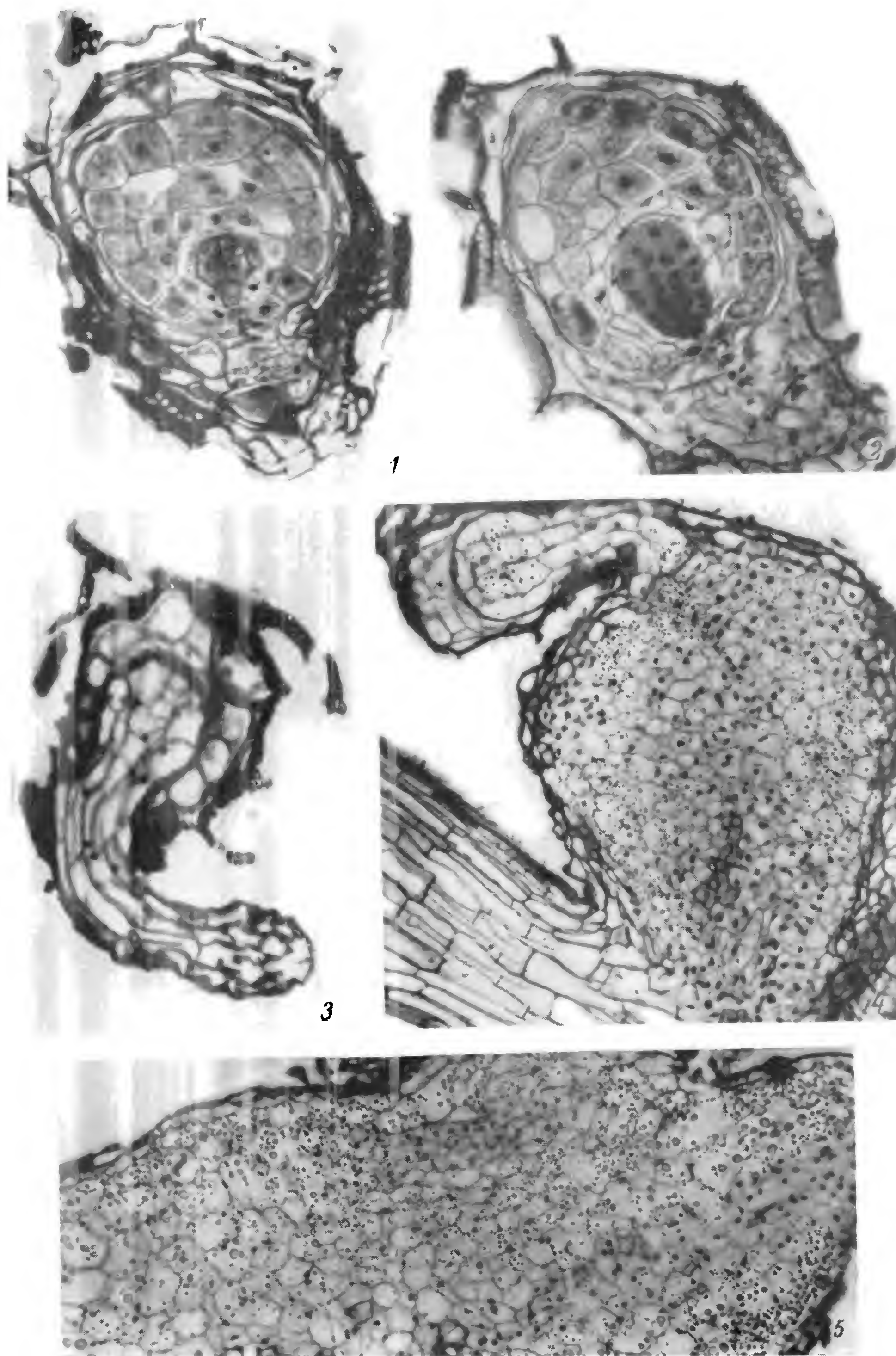


Таблица V

Thalassiosira nordenskiöldii **Cl.**

1—часть створки с краевыми трубковидными выростами с опорой и одним трубковидным выростом со щелью (×14 000); 2, 3 — один краевой трубковидный вырост с опорой (2 — ×22 000, 3 — ×48 000); 4 — центральный трубковидный вырост с опорой (×22 000).



Завершающие этапы формирования семени *Orobanche pallidiflora* и первые этапы прорастания.

1 — строение семени на стадии дифференциации эмбриодермы в зародыше, *2* — строение зрелого семени, *3* — начало прорастания, *4* — проросток на стадии образования «клубенька», *5* — формирование меристемы апекса побега в терминальной области «клубенька».

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ж. Д. Андронова, Л. Б. Жукоборская* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 5/II 1976 г. Подписано к печати 13/IV 1976 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 10+3 вкл. (³/₈ печ. л.)=14.53 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.82. Тип. зак. 971.
М-37204. Тираж 2718.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056